ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 81

1

ЯНВАРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1996

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 81

№ 1—12



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

«НАУКА»

1996

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *Э. Г. Рабинович*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

ЛР № 020297 от 27.11.91 г. Сдано в набор 13.10.95. Подписано к печати 09.04.96. Формат 70 x 100 1/16.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 10.7. Уч.-изд. л. 13.00. Тираж 739 экз. Тип. зак. 862. С 1360

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал». Телефон (812)350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 069.51 : 582

© Н. Н. Имханицкая

КОЛЛЕКЦИИ А. ШАМИССО И И. Ф. ЭШШОЛЬЦА В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, LE)

N. N. IMKHANITSKAYA. COLLECTIONS OF A. CHAMISSO AND J. F. ESCHSCHOLTZ IN THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE HERBARIUM (ST. PETERSBURG, LE)

Приведены сведения о русской кругосветной экспедиции 1815—1818 гг. на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу и ботанических материалах, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем, включающих в себя оригиналы таксонов, описанных ими и другими авторами. Сборы Шамиссо в этом путешествии составляют главную часть его обширного гербария («Hb. Chamisso», 10 000—12 000 видов, около 60 тыс. экз.), хранящегося в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (LE). Сохранение этой уникальной классической коллекции, бо́льшая часть которой до сих пор не смонтирована и не приведена в порядок в так называемом «Академическом» гербарии, является делом первостепенной важности. Необходимо в первую очередь смонтировать весь гербарный материал, а затем выделить из него типы.

Настоящая статья открывает серию публикаций, посвященных результатам изучения ценнейших ботанических материалов русской кругосветной экспедиции 1815—1818 гг. на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН, LE). Они включают в себя коллекции двух выдающихся ученых и путешественников — естествоиспытателя экспедиции Адельберта Шамиссо (Adelbert Ludwig Carl von Chamisso, он же Louis Charles Adélaïde Chamisseau de Boncourt, 1781—1838), известного немецкого поэта и ботаника, француза по происхождению (Schlechtendal, 1839, 1843; Urban, 1906; Бородин, 1908; Möbius, 1918; Schmid, 1942; Zepernik, Timler, 1979; Feudel, 1980; Chamisso, 1983), и корабельного врача этой экспедиции Иоганна Фридриха Эшшольца (Johann Friedrich Gustav Eschscholtz, 1793—1831), ученика К. Ф. Ледебура, естествоиспытателя, зоолога, энтомолога, доктора медицины, профессора анатомии Дерптского (ныне Тартуского) университета (Лукина, 1975). Последний в качестве натуралиста принял участие во втором кругосветном плавании Коцебу (1823—1826 гг.) на военном шлюпе «Предприятие». Эти уникальные, богатые типами коллекции, издавна привлекающие внимание ботаников всего мира, дополняет небольшой гербарий, собранный во время стоянок «Рюрика» художником Л. Хорисом (Louis Joseph Yorik Choris, 1795—1828) (Herder, 1888; Van Steenis-Kruseman, 1950), сопровождавшим Коцебу.

Кругосветная экспедиция на бриге «Рюрик», продолжавшаяся 3 года (с 30 июля 1815 г. по 3 августа 1818 г.) и занявшая видное место в летописи великих географических исследований и открытий начала XIX века, была организована по проекту знаменитого мореплавателя И. Ф. Крузенштерна и снаряжена на средства государственного канцлера графа Н. П. Румянцева с чисто научными целями, и в первую очередь для поиска западного начала так называемого северо-западного морского прохода через Берингов пролив вокруг северных берегов Аляски в Европу. Перед экспедицией были поставлены и другие задачи: уточнение положения многих островов в Тихом океане в целях корректировки существовавших в то время карт и обследование районов, еще не известных мореплавателям, изучение органического

мира океана, его островов и побережий и проведение различного рода наблюдений, включая океанографические и магнитные. Специально для этого путешествия в г. Або (ныне Турку, Финляндия) был построен восьмипушечный бриг водоизмещением 180 т.

Хотя экспедиция не достигла поставленной перед ней цели, научные результаты 3-летнего плавания были значительны (Коцебу, 1821, 1948; Chamisso, 1821, 1836, 1983; Шамиссо, 1823, 1986; Schmid, 1942; Яников, 1948): впервые были обследованы и нанесены на карту обширная центральная часть Тихого океана, а также побережья Аляски и Чукотки; были открыты не известные ранее атоллы, острова и группы островов в Океании, в архипелаге Туамоту (Полинезия) и в Маршалловых о-вах (Микронезия), а также в северной части Тихого океана, в Беринговом проливе; задолго до Ч. Дарвина были обследованы многие тропические тихоокеанские побережья. Богатейшие уникальные ботанические и зоологические коллекции, собранные в этих районах Шамиссо и Эшшольцем, содержали огромное число редких и не известных науке растений и животных. Из не менее чем 2500 собранных видов растений почти треть не была ранее описана (Chamisso, 1983 : 16). По материалам Шамиссо было опубликовано около 50 новых родов и 700 новых видов растений (Chamisso, 1983 : 20). Помимо ценнейшего гербария, а также плодов и семян цветковых растений, Шамиссо привез из путешествия уникальные коллекции водорослей и грибов, мхов, лишайников и папоротников. Наиболее полный гербарий участники экспедиции собрали на островах Берингова моря (Св. Георгия, Св. Павла и Св. Лаврентия) (1817 г.), побережьях Чукотки (залив Св. Лаврентия, 1816 г.) и Аляски (залив Шишмарёва, мыс Эспенберга, о-в Шамиссо, заливы Коцебу, Эшшольца и Доброй Надежды) (1816 г.), на о-ве Уналашка (Алеутские о-ва) (1816, 1817 гг.) и п-ове Камчатка (1816 г.), флора которых была еще совершенно не изучена. Коллекции Шамиссо и Эшшольца были в то время первыми и настолько полными и значительными, что вплоть до недавнего времени оставались основным источником нашего знания флоры Аляски и Алеутских о-вов (Hultén, 1960). Не менее ценный гербарий был собран Шамиссо и Эшшольцем и в других малоисследованных районах по всему пути следования «Рюрика» (см. карту маршрута в: Choris, 1822; Mingau, 1979; Шамиссо, 1986) во время стоянок на островах Лусон (Филиппинские о-ва) (1817—1818 гг.) и Гуам (Марианские о-ва) (1817 г.), Сандвичевых (Гавайских) о-вах (Оаху, Гавайи) (1816, 1817 гг.), на о-ве Румянцева (Тикеи) (архипелаг Туамоту) (1816 г.) и о-ве Отдиа (цепь островов Радак (Ратак), Маршалловы о-ва) (1817 г.), в Калифорнии (Сан-Франциско) (1816 г.), Бразилии (о-в Санта-Катарина) (1815 г.) и Чили (Талькауано, залив Консепсьон) (1816 г.), а также на мысе Доброй Надежды (Южная Африка) (1818 г.) и о-ве Тенерифе (Канарские о-ва) (1815 г.) (Chamisso, 1821, 1823, 1826, 1836, 1983; Eschscholtz, 1821; Choris, 1822; Шамиссо, 1823, 1986; Эшшольц, 1823; Safford, 1905; Urban, 1906; Schmid, 1942; Eastwood, 1944; Лукина, 1975).

Растения, собранные Шамиссо в кругосветном плавании, включая оригиналы новых для науки таксонов, обнародованных им и немецким ботаником Д. Шлехтендалем (Diederich Franz Leonhard von Schlechtendal, 1794—1866) в журнале «Linnaea», а также другими авторами, составляют главную часть богатейшего гербария Шамиссо («Hb. Chamisso»), хранящегося в БИН. Кроме личных сборов Шамиссо в путешествии вокруг света и в ботанических экскурсиях по Швейцарии, Франции и Германии и образцов Эшшольца из двух кругосветных плаваний, этот гербарий включает в себя также ценнейшие материалы многих других известных коллекторов и ботаников (их не менее 60), в том числе И. И. Редовского (Восточная Сибирь), F. Sellow (или Sello, Бразилия, Уругвай), Ch. J. W. Schiede и F. Deppe (Мексика), а также Х. Ф. Лессинга, К. Г. Мертенса, И. Г. Ридера, J. B. Bory de Saint Vincent, H. K. Beyrich, K. H. Bergius, C. G. Bertero, G. B. Balbis, J. S. Dumont d'Urville, C. G. Ehrenberg, C. F. Ecklon, H. Ch. Funk, H. G. Flörke, J. W. Hornemann, W. J. Hooker, L. Krebs, C. S. Kunth, J. Lhotsky, L. Maire, L. Mundt, F. W. Sieber, S. Vaillant и H. Wydler; среди них также немало типовых образцов, на которых основаны многочисленные

таксоны Шамиссо и Шлехтендаля и других ботаников. В «Hb. Chamisso» входят также растения, культивируемые в Берлинском ботаническом саду («H. Berol.»).

Эта обширная гербарная коллекция насчитывает около 10 000—12 000 видов (около 60 000 экз.) (Рупрехт, 1864; Ruprecht, 1864; Herder, 1893; Липшиц, Васильченко, 1968). Она была приобретена Петербургской Академией наук в конце 1840 г. после смерти Шамиссо, по инициативе академиков К. Б. Триниуса и К. А. Мейера (СПФ Архива РАН, ф. 1, оп. 2—1840, № 25, § 428, л. 1—2) за 4000 руб. ассигн. и доставлена из Берлина в Санкт-Петербург, в Ботанический музей в мае 1841 г. В «Книге Комитета Правления Императорской Академии наук на записку предметов по Ботаническому Кабинету» в разделе «Приобретения растений» в 1841 г. имеется следующая запись академика Мейера: «Mai 30» «Das Herbarium der verstorbenen Chamisso zwischen 10 000—12 000 Arten» (СПФ Архива РАН, ф. 72, оп. 1, № 2, л. 18). Он же в своем письме от 4 июня 1841 г. известил Конференцию Императорской Академии наук о получении Ботаническим музеем купленного гербария Шамиссо (261 пакет) (СПФ Архива РАН, ф. 1, оп. 2—1841, № 18, § 309, л. 1).

В 1931 г. два самостоятельно существовавших травохранилища — Главный Ботанический сад и Ботанический музей Академии наук были слиты в единый Гербарий Ботанического института Академии наук СССР. Ценнейшие материалы Ботанического музея («Академический» гербарий), в частности гербарий Шамиссо, а также уникальная коллекция злаков (Agrostotheca) Триниуса, составленная из материалов многих коллекторов, в том числе Шамиссо и Эшшольца, и включающая в себя все многочисленные оригиналы к публикациям Триниуса по агростологии (Рупрехт, 1864; Ruprecht, 1864; Липшиц, Васильченко, 1968; см. также 20 писем Шамиссо к акад. Триниусу, 1816—1835 гг., СПФ Архива РАН, ф. 62, оп. 2, № 112, л. 1—37), поступили в Гербарий БИН.

Образцы Шамиссо имелись также в обширном гербарном собрании К. Ф. Мертенса, приобретенном в 1832 г. Санкт-Петербургским Ботаническим садом, и в гербарии Э. Э. Линдеманна в Москве (MW) (Lindemann, 1885 : 19, 319 видов).

Незначительная часть гербария Шамиссо, находившаяся в Ботаническом музее в Берлине-Далеме (B), согласно устному сообщению P. Hiepko (июнь 1994 г.; см. также: Hiepko, 1987), была полностью утрачена во время Второй мировой войны. Эту часть коллекции составляли водоросли, грибы, мхи и сосудистые растения, собранные в кругосветном путешествии (около 500 номеров) (Urban, 1881, 1916), в том числе дублеты сборов Шамиссо с о-ва Уналашка и Камчатки (Hultén, 1927, 1960), с о-ва Лусон (около 100 видов, Van Steenis-Kruseman, 1950) и типы некоторых таксонов Шамиссо и Шлехтендаля (Merrill, 1915; Fosberg, 1943), сюда также входила коллекция семян и плодов с океанических островов. Как известно (Urban, 1881; Möbius, 1918; Chamisso, 1983), Шамиссо передавал в Гербарий Берлинского ботанического сада 1 экз. каждого вида, собранного им в кругосветном плавании.

Небольшое количество дублетов гербария Шамиссо находится в Галле, в гербарии Шлехтендаля (HAL), Киле (KIEL), Женеве (G, G-DC) и Лейдене (L), а также во многих других гербариях мира (BM, BR, C, F, GH, GOET, HBG, K, LY, LZ, M, MO, P, W) (Lasègue, 1845; Bentham, 1861; De Candolle, 1880; Safford, 1905; Schellenberg, 1921; Van Steenis-Kruseman, 1950; Lanjouw, Stafleu, 1954; Липшиц, Васильченко, 1968; Stafleu, Cowan, 1976; Wagenitz, 1982).

Гораздо менее известна ботаникам хранящаяся в БИН гербарная коллекция Эшшольца, существенно дополняющая гербарий Шамиссо. Она была приобретена в 1825 г. Петербургским ботаническим садом за 5000 руб. ассигн. и включала в себя свыше 1300 видов и около 15 000 экз. растений, собранных на Камчатке, о-ве Уналашка и в Северной Америке во время двукратного кругосветного путешествия Коцебу (в 1815—1818 и 1823—1826 гг.) и определенных самим Эшшольцем, Ледебуром и Р. Э. Траутфеттером, в том числе 131 вид с Камчатки, 78 видов из залива Св. Лаврентия, 47 видов с о-ва Св. Лаврентия, 109 видов из залива Коцебу (Trautvetter, 1837; Траутфеттер, 1873; Бородин, 1908; Липшиц, Васильченко, 1968). Дублеты злаков с Камчатки и о-ва Ситха были переданы в «Академический»

гербарий. В перечне коллекций, поступивших в Гербарий Ботанического сада (Липский, 1908), имеется запись о получении в 1856 г. 12 пачек гербария (коллекции № 46—51), собранного Эшшольцем в Калифорнии, на мысе Доброй Надежды, на островах Гуахан (Гуам) и Радак, в Маниле, на Сандвичевых (Гавайских) о-вах и Тенерифе, в заливе Коцебу, на островах Св. Павла, Св. Лаврентия и Св. Георгия, а также о поступлении 131 вида с Камчатки (год не обозначен). Коллекция Эшшольца в LE включает в себя оригиналы описанных им видов, а также типовые образцы таксонов, опубликованных Шамиссо и Шлехтендалем и другими ботаниками по материалам кругосветных плаваний 1815—1818 и 1823—1826 гг.

Значительное количество гербарных образцов, собранных Эшшольцем на Камчатке, островах Уналашка и Ситха, а также в других районах, имеется в приобретенных Ботаническим садом гербарных собраниях Ледебура, Траутфеттера и Ф. Б. Фишера; в последнем они обозначены псевдонимом «Melioxylon» (Herder, 1888, 1893).

Немало образцов Эшшольца имеется в «академических» гербариях Мейера, Триниуса и Шамиссо. Эшшольц и Шамиссо познакомились с Триниусом в период подготовки путешествия 1815—1818 гг., в июле 1816 г. посылали ему письма с Камчатки (СПФ Архива РАН, ф. 62, оп. 1, № 112, л. 1—2; оп. 2, № 126, л. 1—2). В 1819 г. Эшшольц переслал Триниусу 54 вида злаков для его «Агростографии», из которых 8 оказались новыми. Шамиссо переписывался с Триниусом в течение 20 лет (с 1816 по 1836 г.) (СПФ Архива РАН, ф. 62, оп. 2, № 112, л. 1—37) и посылал ему для обработки злаки, собранные в кругосветном путешествии 1815—1818 гг.

Дружба и научное сотрудничество связывали Эшшольца и Шамиссо с первого дня их знакомства на борту «Рюрика» в 1815 г. и до последних дней короткой жизни Эшшольца (см. 16 писем Эшшольца к Шамиссо, 1819—1830 гг., опубликованных в русском переводе Т. А. Лукиной, 1975 : 119—159). Эшшольц посылал в Берлин Шамиссо определения камчатских растений, крымские растения, собранные и определенные Ледебуром, а также собственные, и в частности в 1827 г. 22 вида с о-ва Ситха, которых, как он полагал, нет в коллекции Шамиссо.

Дублеты сборов Эшшольца имеются в гербарии Э. Э. Линдеманна в Москве (MW) (Lindemann, 1885 : 27, 530 видов), а также в ряде зарубежных гербариев (BR, C, G, GH, GOET) (Lasègue, 1845; Van Steenis-Kruseman, 1950; Lanjouw, Stafleu, 1957; Stafleu, Cowan, 1976; Wagenitz, 1982).

Приведенные нами сведения о коллекции Эшшольца, хранящейся в БИН, касаются главным образом гербария, собранного им в кругосветном плавании 1815—1818 гг. Однако нет никаких данных о числе видов и экземпляров гербария, привезенного им из второго путешествия и также находящегося в Гербарии БИН. Из-за отсутствия на большинстве гербарных этикеток Эшшольца (LE) дат и конкретных пунктов сбора растений часто невозможно установить достоверно, в каком именно путешествии они были собраны. Речь идет о местонахождениях растений, общих для двух экспедиций, поскольку шлюп «Предприятие» во втором кругосветном плавании (см. карту: Лукина, 1975 : 22; Kotzebue, 1830; Коцебу, 1948, 1981; Яников, 1948) частично повторил маршрут «Рюрика» с посещением некоторых прежних его стоянок, а именно Талькауано (Чили) (1824 г.), островов Отдиа (Вотье) (цепь о-вов Радак, Маршалловы о-ва) (1824 г.), Ваху (Оаху) (Сандвичевы (Гавайские) о-ва) (1824—1825 гг.) и Лусон (Манила, Филиппинские о-ва) (1825—1826 гг.), Петропавловск-Камчатский (п-ов Камчатка) (1824 г.) и Сан-Франциско (Калифорния) (1824 г.). Однако это не относится к гербарным материалам Эшшольца, собранным в Рио-де-Жанейро (1823 г.), на островах Таити (1824 г.) и Ситха (Ново-Архангельск) (1824, 1825 гг.), — они, несомненно, происходят из второго путешествия.

В отличие от научной экспедиции «Рюрика» плавание на военном шлюпе «Предприятие» (9 VIII 1823—22 VII 1826) было совершено с чисто служебными целями и имело своей главной задачей доставку на Камчатку грузов Российско-Американской компании и военную охрану побережий Русской Америки. Однако надобность в охране отпала, когда стало известно о заключении конвенции между Россией и США о свободной торговле американцев в колониях России. Второе

кругосветное путешествие, успешно осуществленное Коцебу, имело большое практическое и научное значение. Были уточнены морские карты и сделаны важные географические открытия. Кроме Эшшольца, в экспедиции приняли участие молодые дерптские ученые: физик Э. Х. Ленц, минералог Э. К. Гофман, астроном В. Прейс, впоследствии прославившие своими трудами русскую науку. После возвращения из плавания в 1826 г. Эшшольц писал Шамиссо: «Путешествие было для меня вполне удачным, это были три незабываемых года. Никогда не вернется и не может возвратиться время, которое я смог исключительно посвятить моей науке, когда постоянно находил интереснейшие материалы. Мне удалось добыть много замечательных находок, преимущественно в открытом море...». Эшшольц наблюдал и собрал в путешествии 2400 видов самых различных животных — млекопитающих, птиц, амфибий, рыб, кольчатых червей, раков, насекомых (1400), пауков, головоногих, улиток, двустворчатых моллюсков, акалеф, брюхоногих иглокожих, зоофитов и др. (Eschscholtz, 1829; Kotzebue, 1830; Лукина, 1975 : 151—152). По этим материалам им было описано множество новых для науки и редких видов из самых различных групп животного мира, главным образом морских низших животных (о зоологических трудах Эшшольца см.: Лукина, 1975 : 101—116). Обширная богатейшая зоологическая коллекция Эшшольца, собранная им в двух кругосветных плаваниях, после его смерти была приобретена в 1837 г. Московским университетом.

После возвращения из путешествия в Берлин Шамиссо трудится в Ботаническом саду, создавая гербарий культивируемых растений и обрабатывая собранные им материалы вместе со Шлехтендалем, своим другом и куратором Берлинского гербария; его помощником Шамиссо был с 1819 г. В 1833 г. после назначения Шлехтендаля профессором ботаники университета в Галле Шамиссо становится куратором этого гербария и остается им до выхода на пенсию в 1838 г. незадолго до своей смерти. Списки растений и описания новых таксонов публиковались Шамиссо и Шлехтендалем в течение 10 лет (с 1826 по 1836 г.) в журнале «Linnaea» (Bd 1—10), основанном Шлехтендалем, в серии статей под общим титулом «De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis...». Одновременно к обработке ими привлекались не определенные материалы Берлинского гербария, в том числе сборы Sellow из Бразилии и Уругвая, Mundt и Bergius с мыса Доброй Надежды. В первую очередь ими были обработаны материалы, собранные на Камчатке, о-ве Уналашка, арктических островах и побережьях Берингова пролива. Еще раньше, вскоре после приезда в Берлин, Chamisso (1820) в журнале «Horae physicae Berolinenses» обнародовал три новых для науки рода — *Eschscholzia* (*Papaveraceae*, подсем. *Eschscholzioideae*, Тахтаджян, 1987 : 57), *Romanzoffia* (*Hydrophyllaceae*) и *Euxenia* (= *Podanthus* Lag.; *Asteraceae*), открытые экспедицией в Калифорнии, на о-ве Уналашка и в Чили. В том же журнале были опубликованы обработки грибов (C. G. Ehrenberg) и лиственных мхов (C. F. Hornschuch), собранных Шамиссо в кругосветном плавании. Описание нового вида пальмы с о-ва Санта-Катарина *Cocos romanzoffiana* Cham. (= *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman) (Chamisso, 1822, 1823), сопровождаемое рисунками самого Шамиссо, было издано L. Choris (1822) в его книге «Voyage pittoresque autour du monde». Целый ряд семейств и родов цветковых растений, собранных Шамиссо в путешествии, обработали другие ботаники: C. A. Meyer (1831, *Carex*), G. Bentham (*Labiatae*), G. C. Sternberg (*Saxifraga*), Schlechtendal (*Ranunculus*), F. Ch. J. Gingins (*Viola*), Х. Ф. Лессинг (*Compositae*), Th. Vogel (*Leguminosae*), E. H. F. Meyer (*Juncaceae*), J. F. Klotzsch (*Erica*), Ch. J. W. Schiede (*Linaceae*, совместно с Шамиссо и Шлехтендалем), К. Б. Триниус (*Gramineae*, частично), Х. Х. Стевен (*Pedicularis*), H. G. L. Reichenbach (*Aconitum*, *Delphinium*) и др. H. F. Link описал новый род *Camissonia* Link (*Onagraceae*) по растениям, выращенным из семян, собранных Шамиссо в Чили в 1816 г. и присланных им в Берлинский ботанический сад. Папоротники были обработаны G. F. Kaulfuss (1824), печеночники — Fr. Schwaegrichen, водоросли — C. A. Agardh, лишайники — G. F. W. Meyer (полную библиографию см. в: Schmid, 1942; Stafleu, Cowan, 1976 : 483—484; Chamisso, 1983).

Гербарий, собранный Эшшольцем, был лишь частично определен им самим; его также определяли Ледебур, Траутфеттер, Ф. Гердер и некоторые другие ботаники. Сборы растений с Камчатки, о-ва Уналашка и Аляски обрабатывались Эшшольцем, Шамиссо и Шлехтендалем, Meyer (1831, *Cyperaceae*), Bentham, Триниусом, а также дерптскими ботаниками Ледебуром, А. А. Бунге и Траутфеттером. Эшшольц опубликовал описания 12 новых видов растений, собранных им во втором кругосветном плавании в 1824 г. (27 IX—23 XI) в Калифорнии (San Francisco) (Eschscholtz, 1826; см. также: Litteratur-Bericht zur Linnaea, vol. 3, s. 147—153 (1828); Eastwood, 1944; Chamisso, 1983). Согласно договоренности между Шамиссо и Эшшольцем, описанием растений занимался Шамиссо, насекомых — Эшшольц. Собранные сообща в кругосветном плавании материалы они соответственно поделили. Об этом Шамиссо сообщил графу Румянцеву в своем открытом письме (первом отчете об итогах экспедиции) в 1818 г. по возвращении из путешествия (Chamisso, 1983 : 17).

Гербарий Эшшольца, хранящийся в БИН, за исключением небольшой части, смонтирован и инсерирован в основной фонд. Он вполне доступен для просмотра и изучения, однако нуждается в определении, критической ревизии и выделении типового материала. Гербарные образцы, собранные Шамиссо в путешествии, как и другие материалы этого гербария в LE, имеют, как правило, рукописные этикетки Шамиссо. Все они снабжены пометкой «Hb. Cham.», которая, очевидно, была сделана Ф. И. Рупрехтом, ученым хранителем Ботанического музея, в бытность которого гербарий Шамиссо был приобретен Академией наук. Лишь незначительная часть гербария была наклеена, снабжена печатными этикетками («Herb. Acad. Petrop.», «Chamisso in itinere») и инсерирована. Бóльшая же часть ценнейшего гербария Шамиссо, до сих пор не смонтированного на гербарные листы, была влита в основной фонд Общего сектора в так называемый «Академический» гербарий; он инсерирован по системе А. Энглера, но помещен отдельно от смонтированного материала после соответствующих видов, родов и семейств. В настоящее время этот гербарий пребывает в таком же плачевном состоянии, как и старый гербарий в Ботаническом музее приблизительно 80 лет тому назад (Аноним, 1917 : 142). Ненаклеенные сухие растения и этикетки с пометкой «Hb. Cham.» лежат свободно на полулистах бумаги в обложках (так называемых «рубашках») вперемешку с несколькими или многими (до 5—6 или более) растениями и этикетками из других коллекций того же или разных видов. При неосторожном обращении с пачками этикетки и растения сдвигаются и путаются. Лишь в отдельных случаях при работе монографов или при посылке тех или иных групп растений для обработки за границу соответствующие экземпляры извлекались из этого гербария и до отсылки наклеивались на листы другого формата. Этот гербарий практически недоступен для изучения ботаникам. Он мало известен монографам и систематикам и почти не цитируется в ботанической литературе. Описи или каталога «Hb. Chamisso» в LE не существует. Сохранение этой уникальной классической коллекции является делом первостепенной важности. Слишком велик риск потерять ценнейшие типовые материалы, так и не выделенные до сих пор из этого гербария. Для спасения «Hb. Chamisso» необходимы прежде всего сплошная наклейка гербарных экземпляров и выделение типовых образцов. Эта работа требует многолетнего напряженного труда многих специалистов — систематиков и монографов, клейщиц, а также большой затраты материальных средств (гербарная бумага, «рубашки», этикетки, гербарные шкафы и т. д.), которых в настоящее время полностью лишен Гербарий БИН.

Предстоит также привести в надлежащий вид и определить до сих пор не разобранную часть гербария Шамиссо (8 папок, 355 «рубашек»), содержащую его сборы в кругосветном путешествии (острова Гуам, Лусон, Санта-Катарина, Тенерифе; Талькауано, мыс Доброй Надежды, Сан-Франциско), образцы Эшшольца с о-ва Ситха (с пометкой «Hb. Cham.»), экземпляры А. Эрмана, Schiede, Bertero, Balbis, Sieber, W. J. Hooker и культивируемых растений («H. Berol.»), а также необработанные и неопределенные материалы Эшшольца из гербария Мейера (32 «рубашки»), собранные в кругосветных плаваниях 1815—1818 гг. (Калифорния, мыс Доброй Надежды,

острова Радак и Ваху, Манила, Бразилия) и 1823—1826 гг. (Калифорния, Колония Росс).

Начало важнейшей работы с коллекциями Шамиссо и Эшшольца, хранящимися в LE, их технической и научной обработке, выделению типов и их каталогизации было положено И. М. Васильевой (1988), опубликовавшей список автентичных образцов таксонов семейств *Caryophyllaceae* и *Cruciferae* из коллекции Шамиссо. Ею были также извлечены из фондов LE типовые материалы ряда других семейств, обработанных Шамиссо и Шлехтендалем и опубликованных ими в журнале «Linnaea».

Типовые материалы из коллекций Шамиссо и Эшшольца должны быть включены в планируемый в ближайшем будущем «Каталог типов сосудистых растений Гербария БИН». Создание такого каталога является конечной целью проекта «Типовая коллекция Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург, LE)», поддержанного Международным научным фондом (Grant NV 6000 from ISF).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аноним. Ботанический музей // Академия наук. 1889—1914. II. Материалы для истории академических учреждений за 1889—1914 гг. Ч. 1. Пгр., 1917. С. 133—160.

Бородин И. П. Коллекторы и коллекции по флоре Сибири // Тр. Бот. муз. Акад. наук. 1908. Т. 4. С. 1—245.

Васильева И. М. Автентичные образцы из коллекции А. Шамиссо, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград) // Нов. сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 175—178.

Коцебу О. Е. Путешествие в Южный океан и в Берингов пролив для отыскания северо-восточного морского прохода, предпринятое в 1815, 1816, 1817 и 1818 годах иждивением его сиятельства, Господина Государственного Канцлера, Графа Н. П. Румянцова на корабле «Рюрике». СПб., 1821. Т. 1. 168 с. Т. 2. 346 с.

Коцебу О. Е. Путешествия вокруг света. Изд. 2-е. М., 1948. 333 с.

Коцебу О. Е. Новое путешествие вокруг света в 1823—1826 гг. Изд. 2-е. М., 1981. 351 с.

Липский В. И. Гербарий Императорского С.-Петербургского ботанического сада (1823—1908). Изд. 2-е, испр. и доп. Юрьев, 1908. 238 с.

Липшиц С. Ю., Васильченко И. Т. Центральный Гербарий СССР. Исторический очерк. Л., 1968. 141 с.

Лукина Т. А. Иоганн Фридрих Эшшольц, 1793—1831. Л., 1975. 175 с.

Рупрехт Ф. И. Музеи Императорской Академии наук. 1. Очерк истории Ботанического музея // Зап. Акад. наук. 1864. Т. 5. Вып. 2. С. 139—162.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Траутфеттер Р. Э. Краткий очерк истории Императорского С.-Петербургского ботанического сада // Тр. Петерб. бот. сада. 1873. Т. 2. Вып. 1. С. 145—296.

Шамиссо А. Наблюдения и замечания естествоиспытателя экспедиции // О. Е. Коцебу. Путешествие в Южный океан и в Берингов пролив для отыскания северо-восточного морского прохода, предпринятое в 1815, 1816, 1817 и 1818 годах... на корабле «Рюрике». Пер. с нем. И. Шульгина. СПб., 1823. Т. 3. С. 1—370, 436—438.

Шамиссо А. Путешествие вокруг света. Л., 1986. 280 с.

Эшшольц И. Ф. Общие замечания к путешествию // О. Е. Коцебу. Путешествие в Южный океан и в Берингов пролив для отыскания северо-восточного морского прохода, предпринятое в 1815, 1816, 1817 и 1818 годах... на корабле «Рюрике». Пер. с нем. И. Шульгина. СПб., 1823. Т. 3. С. 373—380.

Яников Г. В. О. Е. Коцебу и его плавания // О. Е. Коцебу. Путешествия вокруг света. Изд. 2-е. М., 1948. С. 7—27.

Bentham G. Flora Hongkongensis. London, 1861. 482 p.

Candolle Alph. de. La phytographie ou l'art de décrire les végétaux considérés sous différents points de vue. Paris, 1880. 484 p.

Chamisso A. Ex plantis in expeditione Romanzoffiana detectis genera tria nova // Horae physicae Berolinenses / Edi curavit Ch. G. Nees ab Esenbeck. Bonnae, 1820. P. 69—76.

Chamisso A. Bemerkungen und Ansichten auf einer Entdeckungs-Reise, unternommen in den Jahren 1815—1818... von dem Naturforscher der Expedition // O. E. Kotzebue. Entdeckungs-Reise

in die Süd-See und nach der Berings-Straβe zur Erforschung einer nordöstlichen Durchfahrt. Unternommen in den Jahren 1815, 1816, 1817 und 1818, auf Kosten Sr. Erlaucht des Herrn Reichs-Kanzlers Grafen Rumanzoff auf dem Schiffe «Rurick». Weimar, 1821. Bd 3. S. 1—179, 238—240.

Chamisso A. Coquiero de Brésil // L. Choris. Voyage pittoresque autour du monde. Paris, 1822. P. 5—6. Pl. V et VI (dessiné d'après nature par A. de Chamisso).

Chamisso A. Voyage pittoresque autour du monde par Mr. Louis Choris... // Flora. 1823. 6. Jg. Bd 1. N 115. S. 225—229.

Chamisso A. De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis rationem dicunt Ad. de Chamisso et D. de Schlechtendal: Praefatur // Linnaea. 1826. Bd 1. H. 1. S. 1—11.

Chamisso A. Reise um die Welt mit der Romanzoffischen Entdeckungs-Expedition in den Jahren 1815—18 auf der Brigg «Rurik», Kapitän Otto von Kotzebue. T. 1. Tagebuch. T. 2. Anhang. Bemerkungen und Ansichten // Adelbert von Chamisso, sämtliche Werke. Leipzig, 1836. Bd 1. 436 S. Bd 2. 396 S.

Chamisso A. Und lassen gelten, was ich beobachtet habe. Naturwissenschaftliche Schriften mit Zeichnungen des Autors / Hrsg. von R. Schneebeli-Graf. Übers., Bearb., Anm. von F. Markgraf. Berlin, 1983. 324 S.

Choris L. Voyage pittoresque autour du monde. Paris, 1822. 164 p. 103 pl.

Eastwood A. The botanical collections of Chamisso and Eschscholtz in California // Leafl. West. Bot. 1944. Vol. 4. N 2. P. 17—21.

Eschscholtz J. F. Allgemeine Bemerkungen zur Reisebeschreibung // O. E. Kotzebue. Entdeckungs-Reise in die Süd-See und nach der Berings-Straβe zur Erforschung einer nordöstlichen Durchfahrt. Unternommen in den Jahren 1815, 1816, 1817 und 1818... auf dem Schiffe «Rurick». Weimar, 1821. Bd 3. S. 183—187.

Eschscholtz J. F. Descriptiones plantarum Novae Californiae, adjectis florum exoticorum analysibus // Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.). Sér. 5. 1826. T. 10. P. 281—292.

Eschscholtz J. F. Histoire naturelle d'un voyage autour du monde fait avec le Capitaine de Kotzebue, 1823—1826 // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1829. T. 1. P. 19—24.

Feudel W. Adelbert von Chamisso: Leben und Werk. 2 Aufl. Leipzig, 1980. 233 S. (Reclams Universal Bibliothek (Biographien), Bd 490).

Fosberg F. R. The Polynesian species of *Hedyotis* (*Rubiaceae*) // Bull. Bishop Mus. 1943. N 174. P. 1—102.

Herder F. Biographische Notizen über einige in den Plantae Raddeannae genannte Sammler und Autoren // Bot. Jahrb. 1888. Bd 9. S. 429—456.

Herder F. Die in St. Petersburg befindlichen Herbarien und botanischen Museen // Bot. Centralbl. 1893. 14. Jg. Bd 55. N 9-10. S. 257—269, 289—298.

Hiepko R. The collections of the Botanical Museum Berlin-Dahlem (B) and their history // Englera. 1987. N 7. P. 219—252.

Hultén E. Flora of Kamtchatka and the adjacent Islands. Pt 1 // Kungl. Sv. Vet.-Acad. Handl. Ser. 3. 1927. Bd 5. N 1. 346 p.

Hultén E. Flora of the Aleutian Islands and westernmost Alaska Peninsula with notes on the flora of Commander Islands. Ed. 2 // Flora et vegetatio mundi / Hrsg. von R. Tüxen. Weinheim, 1960. Vol. 1. 376 p.

Kaulfuss G. F. Enumeratio Filicum quas in itinere circa terram legit Cl. Adalbertus de Chamisso. Lipsiae, 1824. 300 p.

Kotzebue O. E. Neue Reise um die Welt in den Jahren 1823 bis 1826. Weimar, 1830. T. 1. 191 S. T. 2. 177 S. Anhang (Fr. Eschscholtz. Uebersicht der zoologischen Ausbeute). S. 1—34.

Lanjouw J., Stafleu F. A. Index herbariorum. Part 2 (1). Collectors: A—D. Utrecht, 1954. 174 p. (Regn. Veg. Vol. 2).

Lanjouw J., Stafleu F. A. Index herbariorum. Part 2 (2). Collectors: E—H. Utrecht, 1957. P. 175—295 (Regn. Veg. Vol. 9).

Lasègue A. Musée botanique de M. Benjamin Delessert. Notices sur les collections de plantes et la bibliotèque qui le composent. Paris, 1845. 588 p.

Lindemann E. Dritter Bericht über den Bestand meines Herbariums. Moscou, 1885. 102 S.

Merrill E. D. Studies on Philippine Rubiaceae. II // Philipp. Journ. Sci. (Bot.). 1915. Vol. 10. N 2. P. 99—144.

Meyer C. A. Cyperaceae novae descriptionibus et iconibus illustratae // Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.). Sér. 6. 1831. T. 1. P. 195—230. Pl. 1—14.

Mingau R. Nachwort // A. Chamisso. Reise um die Welt / Ed. by R. Mingau. Berlin, 1979. S. 449—470. Karte S. 517.

Möbius M. Chamisso als Botaniker // Beih. Bot. Centralbl. 1918. Bd 36. Abt. 2. S. 270—306.

Ruprecht J. F. Zur Geschichte der Museen der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. I. Das Botanische Museum // Bull. Acad. Sci. Pétersb. 1864. T. 7. Suppl. 11. P. 1—10.

Safford W. E. The useful plants of the island of Guam // Contr. US Nat. Herb. 1905. Vol. 9. P. 1—416.

Schellenberg G. Die Sammlungen des Kieler Universitätsherbars // Beih. Bot. Centralbl. 1921. Bd 38. Abt. 2. S. 389—398.

Schlechtendal D. F. L. Dem Andenken an Adelbert von Chamisso als Botaniker // Linnaea. 1839. Bd 13. H. 1. S. 93—112.

Schlechtendal D. F. L. A tribute to the memory of Adelbert von Chamisso (especially with reference to his devotion to botany). Transl. from the German // London Journ. Bot. Ser. 3. 1843. Vol. 2. P. 483—491.

Schmid G. Chamisso als Naturforscher. Eine Bibliographie. Leipzig, 1942. 176 S.

Stafleu F. A., *Cowan R. S.* Taxonomic literature. Ed. 2. Utrecht, 1976. Vol. 1: A—G. 1136 p. (Regn. Veg. Vol. 94).

Steenis-Kruseman M. J. van. Malaysian plant collectors and collections being a Cyclopaedia of botanical exploration in Malaysia // Flora Malesiana. Ser. 1. Djakarta, 1950. Vol. 1. 639 p.

Trautvetter E. R. Grundriss einer Geschichte der Botanik in Bezug auf Russland. St. Petersburg, 1837. 145 S.

Urban I. Geschichte des Königl. Botanischen Gartens und des Königl. Herbariums zu Berlin nebst einer Darstellung des augenblicklichen Zustandes dieser Institute // Jahrb. Bot. Gart. Berlin. 1881. Bd 1. S. 1—164.

Urban I. Adelbert von Chamisso (1781—1838). Vitae itineraque collectorum botanicorum notae collaboratorum biographicae florae Brasiliensis ratio edendi chronologica... // C. F. Ph. Martius. Flora Brasiliensis. Monachii, 1906. Vol. 1. Pt 1. P. 11—12.

Urban I. Geschichte des Königlichen Botanischen Museums zu Berlin-Dahlem (1815—1913) nebst Aufzählung seiner Sammlungen. Dresden, 1916. 456 S.

Wagenitz G. Index collectorum principalium herbarii Gottingensis. Göttingen, 1982. 214 S.

Zepernick B., *Timler H. K.* Grundlagen zur 300-jährigen Geschichte des Berliner Botanischen Gartens // Englera. 1979. N 1. S. 1—303.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 VIII 1995

SUMMARY

Information on the Russian exploring voyage round the world in 1815—1818 on the brig «Rurick» under the command of Captain O. Kotzebue and the botanical materials collected by A. Chamisso and J. F. Eschscholtz, including the originals of the taxa described by them and other authors, is presented. Plant collection of Chamisso obtained in this expedition became a principal part of his extensive herbarium («Hb. Chamisso», 10 000—12 000 species, about 60 thousands specimens), kept in the Komarov Botanical Institute (LE). The conservation of this unique classical collection, still largely unmounted and unarranged in the so-called «Academic» herbarium, is a matter of paramount importance. Firstly, it seems necessary to mount all the herbarium material and later on to separate types from it.

УДК 633.2/.3.03 : 581.9

© К. А. Куркин

ЛУГОВОЙ ТИП РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ЕГО ОТГРАНИЧЕНИЕ ОТ ДРУГИХ ТИПОВ

K. A. KURKIN. MEADOW VEGETATION TYPE AND ITS DELIMINATION FROM THE OTHER VEGETATION TYPES

Обосноваиы три критерия, определяющие луговой тип растительности. Рассмотреио и отвергнуто предложение о выделеиии дальиевосточиого крупиотравья в особый тип растительиости. Даиы ботаиические и экологические индикаторы рубежей, отделяющих луга от смежных типов травяиой растительности (степей и травяиых болот) и от пустошей. Поддержаиы предложеиие Г. Г. Павловой (1973) о выделеиии в особую группу формаций лугов подтаежиой зоиы Сибири и гипотеза Р. А. Елеиевского (1936) об аитропогениом происхождеиии альпийских лугов.

Для отечественной геоботаники является традиционным употребление термина «тип растительности» для обозначения основной фитоценотической единицы высшего ранга (Александрова, 1969). Но столь же традиционно отсутствие у нас ясных, четких и общепризнанных критериев выделения этой единицы. У каждого крупного геоботаника в итоге исследований складывалось свое представление о том, какой набор растительных сообществ следует относить к лугам, степям или другим типам растительности, и свое определение какого-либо типа растительности он сводил к характеристике того набора фитоценозов, который заранее (априорно) очертил. Разумеется, такой порядок выделения типов растительности не может считаться научно обоснованным. Итог его неутешителен: сколько геоботаников, столько и определений типов растительности. При этом на некоторые группы растительных сообществ претендуют исследователи сразу двух типов растительности, тогда как на другие «спроса нет». Становится очевидной невозможность однозначного определения какого-то одного типа растительности без одновременного определения других, «смежных» с ним типов. Ясно и то, что исходить нужно не из перечисления фитоценозов, включаемых в те или иные типы, а из общих принципов их выделения и разграничения (Василевич, 1975).

Классификация — это прежде всего процесс деления. И начинать его нужно «сверху» — с выделения наиболее крупных единиц. Однако самого «верхнего этажа» у существующих классификаций растительности пока нет, ибо становится все более очевидным, что высшими единицами должны быть не типы, а группы типов растительности.

Термин «группы типов растительности» уже давно встречается в работах крупных геоботаников (А. П. Шенникова, А. В. Прозоровского, И. Х. Блюменталя, Г. И. Дохман и др.). Однако должного обоснования и определения этой, казалось бы, наиболее фундаментальной единицы растительности пока нет.

А. П. Шенников в своей последней работе (1964) ранг типа растительности снизил до ранга класса формаций и под названием типов растительности фактически выделил следующие группы типов: лесную, кустарниковую, травяную и мохово-лишайниковую. Практически к тем же выделам пришел в последнее время и В. Д. Лопатин (1989). При этом он исходил из последовательности их

эволюции. Однако вышеупомянутым группам типов можно дать и актуальное обоснование.

Если типы растительности принято выделять по доминирующим экобиоморфам господствующей синузии, отражая таким образом адаптацию растительности к местообитаниям, то в основу выделения групп типов, как наиболее крупных и обобщенных подразделений растительного покрова, следует положить уже сами основные типы господствующих биоморф[1] независимо от их экологической специфики, исходя прежде всего из их потенциальной конкурентной мощности, особенностей средообразующего воздействия формируемого ими растительного покрова как целого, особенностей определяемого ими биологического круговорота. В этом плане кардинальность и существенность выделения лесной, травяной и мохово-лишайниковой групп типов растительности не вызывают сомнения.

Выделение групп типов травяной и мохово-лишайниковой растительности оправдано также и экологически. Мохово-лишайниковая растительность, не выдерживая конкуренции с травяной на богатых почвах, получает преобладание лишь на бедных почвах. Достаточно сказать, что диапазон доминирования всех эдификаторов мохово-лишайниковых ценозов, по данным экологических таблиц Л. Г. Раменского и др. (1956), укладывается в пределы от 1-й до 6-й ступени шкалы богатство—засоление почв («Б—З») (от особо бедных до бедных).

Если принять за высшие единицы классификации растительности вышеперечисленные группы типов, то задача выделения лугового типа растительности будет решаться в рамках разделения группы типов травяной растительности на типы. При этом нужно учитывать особенности не только доминирующих экобиоморф, но и растительного покрова в целом. В этом плане заслуживает внимания предложение А. П. Ильинского (1935) положить в основу выделения типов растительности 3 критерия: 1) преобладание определенных жизненных форм; 2) структура сообщества; 3) сезонная ритмика.[2] К сожалению, в дальнейшем внимание исследователей ограничилось лишь первым критерием. Образцом такого подхода может служить известное определение Шенникова (1941): луга — ассоциации травянистых мезофитов. Столь одностороннее определение привело Шенникова к необходимости включения в луговой тип эфемероидных пустынь (ныне относимых к типу полусаванн), имеющих по сути дела прямо противоположный лугам ритм сезонного развития. Поэтому следует присоединиться к предложению Т. А. Работнова (1959) о необходимости дополнения определения луга указанием на достаточную сомкнутость травостоя и отсутствие ясно выраженного прекращения вегетации в течение теплого периода.

С учетом этого группу типов травяной растительности следует разделить на типы полусаванн, степей, лугов, травяных болот и водной растительности. При этом тип луговой растительности предлагается характеризовать доминированием многолетних наземных трав мезофильного типа (от ксеромезофитов до гидромезофитов), образующих более или менее сомкнутые травостои и вегетирующих без ясно выраженного перерыва в течение теплого периода.

Детальное обоснование такого определения лугового типа растительности дал Работнов (1959) в своей фундаментальной статье «Что считать лугом?». Им были также обстоятельно проанализированы и отвергнуты предложения понимать луговой тип растительности более узко. В частности, он отклонил предложение П. Д. Ярошенко (1957) выделить в особый тип растительности крупнотравье Сахалина и Камчатки, поскольку оно соответствует всем вышеперечисленным критериям луго-

---

[1] Н. П. Дидух (1989), конечно, прав, когда критикует положение, согласно которому одному типу растительности (равно как и одной группе типов) отвечает один единственный тип биоморф. Но речь идет не о «монобиоморфных» типах и группах типов, а лишь о господствующих в них типах биоморф и экобиоморф. И приводимый им в качестве примера солончаковый тип растительности, для которого характерны полукустарнички и однолетники, следует относить к полукустарничковой группе типов, ибо именно полукустарнички, а не однолетники являются в нем эдификаторами.

[2] К этой точке зрения позднее присоединилась Г. И. Дохман (1960), считавшая, что тип растительности следует диагностировать эколого-физиономическими группами, степенью сомкнутости травостоя и ритмикой сезонного развития.

вого типа растительности. Работнов (1959) отверг также попытки приписать луговому типу злаковидность, отметив, что луга характеризуются даже бóльшим обилием разнотравья, чем степи.

В последнее время Г. А. Белая и В. Л. Морозов вновь поднимают вопрос о выделении дальневосточного крупнотравья в особый тип растительности (Белая, 1989; Морозов, 1991; Белая, Морозов, 1994). Целесообразно рассмотреть новые доводы, которые они приводят в пользу этого.

Прежде всего они подчеркивают уникальную высокорослость и высокопродуктивность дальневосточного крупнотравья. Однако заросли тростника *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. в низовьях Волги и Аму-Дарьи не менее высокорослы и высокопродуктивны. Тем не менее их не выделяют в особый тип растительности, поскольку типы определяются качественно-количественными критериями, а не чисто количественными.

Далее Белая и Морозов отмечают преобладание у крупнотравья надземной массы над подземной. Но эта особенность отражает лишь благоприятность почвенных условий: при дефиците в почве влаги или элементов питания явное преобладание имеет подземная (корневая) масса, а при обилии и влаги, и элементов питания преобладает надземная масса (Куперман, 1969; Хоанг Тьюнг, 1974; Титлянова, 1977; Куркин, 1980, 1984, 1987, и др.).

В качестве признака, отличающего крупнотравье от луговой растительности, авторы рассматривают неустойчивость крупнотравья к сенокошению. Однако это в полной мере свойственно также высокотравным субальпийским лугам Кавказа (Ярошенко, 1956) и вообще всем особо высокорослым видам трав, например зарослям тростника (Демина, 1975).

Авторы подчеркивают также флористическую «самобытность» дальневосточного крупнотравья, автохтонность его возникновения. Между тем его родовой состав весьма сходен с таковым высокотравных субальпийских лугов Кавказа, а неизменным компонентом крупнотравья является *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., широко распространенный на лугах и в лесах европейской части России. При этом флорогенетический критерий сам по себе неприемлем для выделения типов растительности.

В качестве критерия, позволяющего отделить дальневосточное крупнотравье от высокотравных субальпийских лугов Кавказа, авторы указывают различия их топологической приуроченности: высокотравные луга Кавказа располагаются в высокогорном (субальпийском) поясе, тогда как дальневосточное крупнотравье приурочено к долинам и поймам низкогорий. Однако, различаясь по своему топологическому расположению, они занимают фактически идентичные экотопы. Виды и субальпийских высокотравных лугов Кавказа, и дальневосточного крупнотравья весьма требовательны не только к обилию почвенной влаги, но и к стабильно высокой влажности воздуха. Именно поэтому в условиях Кавказа они приурочены к субальпийскому поясу, являющемуся зоной максимальной облачности, а в условиях океанического климата Дальнего Востока «спускаются вниз» (Куркин, 1992).

Таким образом, все отмеченные Белой и Морозовым особенности дальневосточного крупнотравья, на наш взгляд, не дают оснований для отделения его от лугов и выделения в особый тип растительности. По определяющим критериям дальневосточное крупнотравье вполне соответствует луговому типу растительности: 1) составляющие его виды являются мезофитами (точнее — гигромезофитами); 2) оно образует сомкнутые травостои; 3) оно имеет зимний период покоя и вегетирует в течение всего теплого периода.

В пределах лугового типа растительности дальневосточное крупнотравье вместе с субальпийским высокотравьем целесообразно выделить в особый экологический класс (формаций), приуроченный к экотопам, сочетающим обильное проточное увлажнение и аллохтонный приток элементов питания с хорошей аэрацией почвы и высокой влажностью воздуха. Именно такое оптимальное сочетание условий произрастания и позволяет дальневосточному крупнотравью полностью реализовать присущий ему потенциал высокорослости и высокопродуктивности (Куркин, 1992).

Положение лугового типа и смежных с ним типов травяной растительности на градиенте увлажнения по шкале Раменского выглядит ориентировочно следующим образом: степной тип — от 31-й до 49-й ступени, луговой тип — от 50-й до 93-й ступени, тип травяных болот — от 94-й до 103-й ступени и тип водной растительности — более 104-й ступени.

Для целей классификации важно не только определить луговой тип, но и провести его однозначное разграничение со всеми смежными типами.

Наибольшие дискуссии всегда вызывала граница между луговым и степным типами растительности. По преобладающему мнению, обобщенному Е. М. Лавренко (1980), для остепненных лугов в отличие от степей характерно обилие ксеромезофильного разнотравья (*Ranunculus polyanthemos* L., *Fragaria viridis* Duch., *Trifolium montanum* L., *Salvia pratensis* L., *Filipendula vulgaris* Moench., *Phlomis tuberosa* L. и др.). Типчак, по Лавренко (1980), на лугах встречается, но роль его невелика. Если учесть ясно выраженную у типчака способность к переходу в состояние летнего полупокоя, то понятно, что его преобладание придает фитоценозам типично степной ритм сезонного развития. Появление ковылей (*Stipa joannis* Celac. (= *S. pennata* L.)) Лавренко (1980) рассматривает как индикатор перехода от лугового типа к степному типу растительности. Однако в западносибирской лесостепи на столбчатых солонцах встречаются фитоценозы, в составе которых ксерофит *Stipa joannis* произрастает вместе с гидрофитом *Phragmites australis* (Куркин, 1957). В подобных случаях наиболее однозначным критерием разграничения лугового и степного типов растительности следует считать вышеупомянутый рубеж между 49-й и 50-й ступенями увлажнения, определяемый на основе анализа состава фитоценозов по экологическим таблицам Раменского и др. (1956).

Граница между лугами и травяными болотами весьма неопределенна. Шенников (1941) вообще подключил травяные болота к лугам. Н. В. Логутенко (1963) применительно к лесостепи Западной Сибири предложил рассматривать торфянистые луга и травяные болота в качестве «взаимозаменяемых классов формаций». Н. Я. Кац (1948) предлагал проводить границу между лугами и травяными болотами по мощности торфа, равной 30 см. Для условий лесостепи Западной Сибири такой критерий приемлем. Наши стационарные исследования показали, что слабо обводненные окрайки Барабинских займищ (травяных болот) с преобладанием корневищных осок *Carex acutiformis* Ehrh., *C. disticha* Huds., *C. vulpina* L. и вейника незамечаемого *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. здесь, как правило, лишены торфа. В годы многолетних засух эти окрайки пересыхают и осолоняются. В связи с этим осоки изреживаются, а их место занимают такие солеустойчивые двудольные, как *Saussurea amara* (L.) DC. и *Sonchus arvensis* var. *uliginosus* (Bieb.) Trautv. (Куркин, 1957, 1969, 1976). Сходной является динамика и той части дернистоосочников (*Carex cespitosa* L.), которая приурочена к краевым частям займищ с незначительной мощностью торфа (15—40 см). Мезофильные виды трав (*Vicia cracca* L., *Lathyrus pratensis* L., *Poa pratensis* L., *Lactuca sibirica* (L.) Maxim., *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell. и др.) здесь в годы обилия осадков «спасаются» от переувлажнения на вершинах отмирающих осоковых кочек, а в годы засух «спускаются» в межкочечные пространства, получая преобладание в травостое (Куркин, 1954, 1957).

В отличие от этого удаленные от окраек и более обводненные части займищ, имеющие более мощный слой торфа, в годы многолетних засух заметного олуговения не испытывают.

В условиях более стабильного водного режима, например в регионах с муссонным климатом (Дальний Восток), а также в притеррасных частях пойм рек, степень гидрофильности растительности практически не коррелирует с наличием или отсутствием торфа (Дымина, 1985, и др.).

Шенников (1941) разграничивал болотистые и торфянистые луга не прямо по наличию или отсутствию торфа, а косвенно — через растительность. К болотистым он относил луга с преобладанием мезогидрофитов, а к торфянистым — луга с преобладанием «анаэробных мезоксилофитов». При этом в понятие «оксилофит» он

вкладывал представление об адаптации растений к якобы имеющейся «физиологической сухости» торфяных субстратов. Однако в настоящее время выяснена явная ошибочность такого представления. Что же касается термина «оксилофит», то им характеризовали и характеризуют растения сфагновых болот (Поплавская, 1948), обозначая им особую разновидность ацидофильности: способность выносить высокую кислотность в сочетании с обильным увлажнением и анаэробиозисом (Горышина, 1979).

Ксероморфизм типичных оксилофитов связывают не с «физиологической сухостью», а с олиготрофностью сфагновых торфяников и рассматривают в качестве проявления пейноморфоза (Горышина, 1979). В свете этого между мезоксилофитами Шенникова (1941) и типичными оксилофитами весьма мало общего.

С учетом вышеизложенного искомое разграничение болотистых лугов и травяных болот надежнее всего проводить на основе градаций шкалы увлажнения («У») Раменского и др. (1956): по рубежу между болотно-луговым увлажнением и болотным, который располагается между ступенями увлажнения 93-й и 94-й.

Экологический ареал доминирования таких видов, как *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert (85—94 «У»), *Poa palustris* L. (87—90 «У») и *Agrostis stolonifera* L. (88—90 «У»), приурочен к болотистым лугам, а таких видов, как *Carex acuta* L. (95—103 «У»), *C. omskiana* Meinsh. (98—104 «У»), *C. riparia* Curt. (96—102 «У») и *Equisetum fluviatile* L. (97—108 «У»), — к травяным болотам.

Если по градиенту увлажнения луга граничат со степями и травяными болотами, то по градиенту богатство—засоление почв — с пустошным, болотно-моховым и галофитно-полукустарничковым типами растительности.

Работнов (1959) в качестве основного критерия границ лугового типа растительности на бедных и кислых почвах, с одной стороны, и на сильно засоленных щелочных — с другой, рассматривает сомкнутость травостоя. Это полностью согласуется с определением типа луговой растительности. Исходя из этого критерия, по Работнову (1959), белоусники следует признать лугами как на равнинах, так и в альпийском поясе. Р. А. Еленевский (1940) белоусники, кобрезники и осочники альпийского пояса также причислял к лугам (пустошным), а к настоящим пустошам относил лишь фитоценозы с преобладанием мохово-лишайникового покрова и сильно разреженным травянистым ярусом. Шенников (1940) отмечал, что на пустошах господствуют мхи, но вместе с тем выделял такие категории пустошей, как белоусовые, овечьеовсяницевые, извилистощучковые и боровые (с *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. и *Hieracium pilosella* L.). Для последних характерно преобладание розеточных растений, развивающих основную массу ассимилирующих органов близко к поверхности почвы и неспособных существовать в типичных для лугов сомкнутых травостоях. Поэтому их, видимо, действительно следует относить не к лугам, а к пустошам (Василевич, 1988). В пользу этого говорит и то, что экологический ареал доминирования таких видов, как *Antennaria dioica* и *Hieracium pilosella*, ограничен крайне бедными почвами (ступени 3—5 стандартной шкалы «Б—З» Раменского), лежащими за пределами экологического ареала лугового типа растительности. Таким образом, ботанические критерии определения границы между лугами и пустошами целесообразно дополнить экологическим, проводя границу на рубеже между 6-й и 7-й ступенями шкалы «Б—З» Раменского.

Аналогичное положение и с границей между болотистыми лугами и травяными болотами, с одной стороны, и типами моховых болот — с другой. В большинстве случаев эта граница улавливается по переходу преобладания от травяного яруса к моховому. Однако преобладание в фитоценозе таких трав, как, например, *Eriophorum vaginatum* L., отнюдь не говорит об их принадлежности к луговому или болотно-травяному типу, поскольку экологический ареал доминирования пушицы влагалищной (между 2-й и 3-й ступенями стандартной шкалы Раменского) лежит явно за пределами экологического ареала лугового и болотно-травяного типов растительности.

Таким образом, и эту границу целесообразно унифицировать на основе все того же экологического критерия (рубеж между 6-й и 7-й ступенями стандартной шкалы

«Б—З»). В этом плане экологические ареалы доминирования таких видов, как *Carex acutiformis* (11—18 «Б—З»), *C. cespitosa* (9—15), *C. omskiana* (8—12), *C. riparia* (14—15), *C. atherodes* Spreng. (= *C. orthostachys* C. A. Mey.) (12—18), *C. vesicaria* L. (9—13), *C. vulpina* (11—12), *C. disticha* (15—19), *Agrostis stolonifera* (9—17) и *Phalaroides arundinacea* (11—17), по трофности лежат в пределах лугового и болотно-травяного типов растительности, а таких видов, как *Carex lasiocarpa* Ehrh. (3—6), *C. limosa* L. (3—7) и *C. globularis* L. (4—6), — в пределах моховых болот и заболоченных пустошей. Промежуточное положение на градиенте трофности («Б—З») занимают экологические ареалы доминирования таких гидрофилов, как *Eriophorum polystachion* L. (6—9), *E. latifolium* Hoppe (6—8) и *Carex rostrata* Stokes (7—8).

По мере увеличения степени засоления и щелочности почв многолетние солеустойчивые травы лугового типа замещаются галофитными полукустарничками типа *Artemisia nitrosa* Web. ex Stechm. и однолетними галосуккулентами типа *Salicornia* и *Suaeda*. При этом как сомкнутость травостоя, так и его ценотическая замкнутость уменьшаются. Ориентировочно этот переход от лугового типа растительности к галофитно-солончаковому приурочен к рубежу между 22-й и 23-й ступенями «Б—З» шкалы Раменского и др. (1956).

Если граница луговой растительности с другими травяными типами, а также с мохово-лишайниковыми и галофитно-солончаковым в основном экологически обусловлена, то граница между лугом и лесом носит прежде всего антропогенный характер. На большей части своего современного экологического ареала луговая растительность возникла в результате сведения лесной и при отсутствии сенокошения, препятствующего возобновлению древесной растительности, а также выпаса в большинстве случаев вновь вытесняется лесом.[3]

В лесной зоне Европейской России фитоценозы материковых лугов относительно бедны реликтами лесного прошлого. Видимо, это определяется длительностью периода их антропогенного существования, а также тем, что бóльшая часть их возникла на месте пашен, заброшенных в залежь, а не вырубок. Но в поймах крупных рек, где распашки до недавнего времени отсутствовали и пойменные луга формировались на месте вырубок пойменных широколиственных лесов и ольшаников, некоторые реликты лесного прошлого имеют широкое распространение (*Ficaria verna* Huds., *Anthriscus sylvestris*, *Geum rivale* L., *Veronica chamaedrys* L., *V. longifolia* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Galium rubioides* L. s. l. и др.).

Для лугов подтаежной зоны Сибири характерно даже доминирование таких видов травяного покрова мелколиственных лесов, как *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Rubus saxatilis* L., *Crepis sibirica* L. и др. Это, видимо, связано с тем, что интенсивное освоение подтаежной зоны Сибири развернулось лишь в начале нашего века, а площади современных лугов возникли здесь на месте вырубок. При этом преобладали выборочные рубки, в результате которых возникали такие переходные от леса к лугу образования, как «парковые» березняки. В связи с этим Г. Г. Павлова (1973) здесь выделяет особую группу формаций лесных лугов, включающую в себя такие формации, как коротконожковая (*Brachypodium pinnatum*) и вейниковая (*Calamagrostis arundinacea*). Однако другие геоботаники Сибири распределяют подобные луга по традиционным экологическим классам формаций Шенникова. Так, В. П. Еременко (1985), рассматривая луга трассы БАМ, включает в класс формаций настоящих лугов даже такие «формации», как кипрейная и ландышевая.

Нам представляется, что выделение в особый класс таких лугов, как коротконожковые, вейниковые и крупноразнотравные, которые долговременно «сосуществуют» в комплексе с парковыми лесами, вполне оправдано: подобно тому как пустошные луга представляют переход от типичных (настоящих) лугов к пустошам, остепненные

---

[3] Однако в некоторых районах Западносибирской лесостепи, где после вырубок березовых лесов происходит засоление почвы, смена леса лугом оказывается необратимой.

луга — к степям, болотистые луга — к травяным болотам и солончаковые луга — к солончакам, лесные луга Сибири могут рассматриваться в качестве переходных от настоящих лугов к травяным синузиям лесов. Что же касается «кипрейных лугов», то они представляют собой лишь кратковременную стадию зарастания лесных вырубок, а «ландышевые луга» — реликтовую стадию. Поэтому их, видимо, следует рассматривать не в качестве самостоятельных синтаксонов, а в качестве стадий формирования соответствующих типов растительности, включая в их характеристику элемент прогноза.

Луга первичны лишь в условиях, не пригодных для лесной растительности, но приемлемых для луговой. Таковы луга длительно затопляемых пойм северных рек, в частности пойменные луга низовий Оби и Иртыша (Барышников, 1933; Еленевский, 1936); таковы аласные луга Якутии и арктофиловые луга термокарстовых понижений Чукотки (Швирст, 1986). Несомненно, первичными являются луга лиманов степной и полупустынной зон, а также галофитно-солончаковые луга побережий Белого и Балтийского морей (Еленевский, 1936). Что же касается галофитно-солончаковых лугов лесостепи Западной Сибири, то по крайней мере часть их является вторичной, возникшей на месте уничтоженных в недавнем прошлом мелколиственных лесов и колков. Об этом свидетельствуют обнаруживаемые в почве остатки березовых пней и корней (Жаркова, 1960; Куркин, 1976).

Альпийские луга располагаются в горах значительно выше верхней границы леса, и потому их первичность, казалось бы, не должна вызывать сомнений. Однако, по мнению Еленевского (1936), бóльшая часть альпийских лугов возникла на месте высокогорных тундр под воздействием выпаса скота. Действительно, во всех обжитых высокогорных регионах (Альпы, Карпаты, Кавказ, Тянь-Шань (Киргизия)) пояс альпийских лугов, используемых в качестве высокогорных пастбищ, отлично выражен. Напротив, в Саянах, Забайкалье, Южной Якутии, Приамурье и Приморье вся альпийская зона занята высокогорными тундрами (Еленевский, 1936).

Гипотезе Еленевского (1936) можно дать и теоретическое обоснование. Выпас ускоряет биологический круговорот, ведет к повышению трофности почв, а это создает предпосылки для смены олиготрофной мохово-лишайниковой растительности травяной растительностью. Об этом, в частности, свидетельствуют исследования по влиянию выпаса на растительность равнинных пустошных лугов: мхи и лишайники исчезают, а такие олиготрофы, как *Nardus stricta* L., замещаются такими более евтрофными злаками, как *Agrostis tenuis* Sibth. и *Poa angustifolium* L. (Шенников, 1941; Куркин, Ярошенко, 1992).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.

Барышников М. К. Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М., 1933. 94 с.

Белая Г. А. Водный режим дальневосточного крупнотравья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси, 1989. 34 с.

Белая Г. А., Морозов В. Л. Дальневосточное крупнотравье — особый тип растительности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 3. С. 65—76.

Василевич В. И. Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 5. С. 617—625.

Василевич В. И. Боровые пустоши северо-запада РСФСР, их динамика и положение в классификации растительности // Растительный покров антропогенных местообитаний. Ижевск, 1988. С. 121—130.

Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979. 368 с.

Демина О. М. Влияние сенокошения на тростниковые луга // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1975. № 10. С. 30—33.

Дидух Н. П. Подходы к диагностике типов растительности // Седьмое Всесоюз. совещ. по классификации растительности (тез. докл.). Минск, 1989. С. 32—33.

Дохман Г. И. О системе диагностических признаков единиц растительности // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 5. С. 637—648.

Дымина Г. Д. Луга юга Дальнего Востока (Зейско-Буреинское Приамурье). Новосибирск, 1985. 190 с.

Еленевский Р. А. К вопросу о происхождении лугов // Уч. зап. Горьковского ун-та. 1936. Вып. 5. С. 163—181.

Еленевский Р. А. Горные луга Евразии как ландшафтно-географическое явление // Землеведение. (Нов. сер.). 1940. Т. 1 (41). С. 72—100.

Еременко В. П. Луга Урканской котловины (Амурская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1985. 13 с.

Жаркова А. М. О местообитаниях волоснеца солончакового в связи с некоторыми формами рельефа Западносибирской лесостепи // Изв. Омского отд. Географического о-ва СССР. Омск, 1960. Вып. 3. С. 95—96.

Ильинский А. П. Высшие таксономические единицы в геоботанике // Сов. ботаника. 1935. № 5. С. 49—66.

Кац Н. Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М., 1948. 319 с.

Куперман И. Л. К построению принципиальной схемы саморегуляции темпа накопления биомассы у наземных растений // Рост, развитие и устойчивость растений. 2. Иркутск, 1969. С. 30—35.

Куркин К. А. Некоторые биоэкологические особенности осоки дернистой (*Carex caespitosa* L.) // Вестн. МГУ. Биология. 1954. № 12. С. 83—93.

Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М., 1957. 148 с.

Куркин К. А. Основные закономерности и типы циклов климатогенной изменчивости биогеоценозов Барабинской лесостепи // Вопросы ценологии, географии, экологии и использования растительного покрова СССР. Л., 1969. С. 173—182.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Куркин К. А. Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 3. С. 40—56.

Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 437—447.

Куркин К. А. Методика структурно-функционального анализа корневой массы луговых фитоценозов // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 833—844.

Куркин К. А. Экологические факторы дифференциации луговой растительности // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 30—42.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 12—26.

Лавренко Е. М. Степи // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 203—272.

Логутенко Н. В. Низинные луга и травяные болота лесостепной и степной зон Алтайского края и Новосибирской области // Тр. Центрального Сибирского бот. сада. 1963. Вып. 6. С. 306—333.

Лопатин В. Д. О генетическом принципе классификации растительности // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1176—1179.

Морозов В. Л. Структура и функционирование дальневосточного крупнотравья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1991. 33 с.

Павлова Г. Г. Суходольные луга подтайги правобережья Енисея: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1973. 28 с.

Поплавская Г. И. Экология растений. М., 1948. 295 с.

Работнов Т. А. Что считать лугом? // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 1. С. 35—43.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков А. Н., Антипов Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Титлянова А. А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск, 1977. 222 с.

Хоанг Тьюнг. Структура и продуктивность надземной и подземной части лугово-степного фитоценоза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 28 с.

Швирст А. Т. Создание высокопродуктивных сенокосов на термокарстовых понижениях субарктической зоны Чукотки: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1986. 16 с.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.—Л., 1940. Т. 1. С. 429—647.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 510 с.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Ярошенко П. Д. Смены растительного покрова Закавказья. М.—Л., 1956. 242 с.

Ярошенко П. Д. К вопросу о классификации лугов // Тез. докл. Делегатского съезда Всесоюз. бот. о-ва (9—15 мая 1957 г.). Л., 1957. Т. IV. С. 59—64.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству
ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса
Московская обл.

Получено 24 VII 1995

SUMMARY

Three criteria defining meadow vegetation type have been substantiated. Early proposal of the separation of Far East tall herbaceous vegetation as a special vegetation type has been analysed and regected. Botanical and ecological boundary indicators delimiting meadows from adjacent herbaceous vegetation types (steppes and grass bogs) and from heathlands are presented.The proposal by G. G. Pavlova (Павлова, 1973) to consider the meadows of Siberian sub-taiga zone as a separate group and the R. A. Elenievsky's hypothesis (Еленевский, 1936) on the anthropomorphous origin of alpine meadows have been supported.

УДК 581.526. 33+35 (470.1/.2)

© В. К. Антипин, Г. А. Елина, П. Н. Токарев, Т. И. Бразовская

БОЛОТНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКА «ВОДЛОЗЕРСКИЙ»: ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ

V. K. ANTIPIN, G. A. YELINA, P. N. TOKAREV, T. I. BRAZOVSKAYA. MIRE ECOSYSTEMS OF THE VODLOZERO NATIONAL PARK: THE PAST, PRESENT, FUTURE

Болотные экосистемы Водлозерского национального природного парка впервые изучены наземно. Здесь встречаются 6 типов болот, доминируют 2 — олиготрофный печорско-онежский и онежско-печорский аапа. Территория парка по степени заболоченности и преобладанию тех или иных типов разделена на 4 болотных района. Стратиграфия болот и их генезис подробно исследованы на трех модельных территориях, приуроченных к наиболее распространенным типам рельефа. В динамике растительности болот преобладают серии сукцессий: 1 — от евтрофных травяных и травяно-сфагновых к мезотрофным травяным и травяно-сфагновым; 2 — от мезотрофных травяных и травяно-сфагновых к олиготрофным пушицево-сфагновым и сфагновым.

На основании установленных тенденций развития болот в голоцене выполнены прогнозные построения по изменению степени заболоченности, горизонтальному и вертикальному росту болот, динамике растительности. Исследования показали, что в последнее тысячелетие темпы роста болот значительно сократились (в 3—4 раза) по сравнению с таковыми в голоцене. Отсюда сделан вывод, что в новом тысячелетии степень заболоченности будет увеличиваться не столь значительно, как представлялось ранее.

Государственный национальный природный парк (ГНПП) «Водлозерский» образован в 1991 г. на территории восточной Карелии (Пудожский р-н) и западной части Архангельской обл. (Онежский р-н) с целью сохранения природных и культурно-исторических комплексов бассейна оз. Водлозера и р. Илексы. Его основная природоохранная ценность заключается в большом биоразнообразии лесных, лесо-болотных, болотных, водно-болотных и водных экосистем, характерных для таежной зоны европейского Севера России.

Территория парка вытянута с севера на юг от 62° 10′ с. ш. до 63° 30′ с. ш. (по меридиану 38° в. д.) на 150—160 км. Протяженность с запада на восток составляет в среднем 40—50 км. Общая площадь парка — 467 000 га (рис. 1).

Первые наземные исследования болот на этой территории выполнены в 70-х годах А. И. Максимовым. Более подробное изучение болот начато нами в 1987 г. (Антипин и др., 1993; Antipin, Tokarev, 1995). В настоящей статье впервые приводятся результаты исследований флоры и растительного покрова болот парка, их генезиса и динамики в голоцене, стратиграфии торфяных залежей. Фактический материал включает в себя 250 геоботанических описаний 29 болотных массивов и систем, 410 образцов торфа, 2 спорово-пыльцевые диаграммы. Анализ торфа на степень разложения и ботанический состав выполнен Н. В. Стойкиной, листостебельные и печеночные мхи определены М. А. Бойчук, спорово-пыльцевой анализ проведен Э. И. Девятовой. Полученные конкретные данные при помощи аэроназемного метода Е. А. Галкиной (1964) экстраполировались на неизученные наземно болота парка. При этом широко использовались материалы научных публикаций (Абрамова, Кирюшкин, 1968; Боч, Мазинг, 1979; Галкина, Козлова, 1971; Елина, Юрковская, 1988; Кац, 1971; Юрковская, 1980, 1992) по типологии, растительности и динамике болот Северо-Запада России.

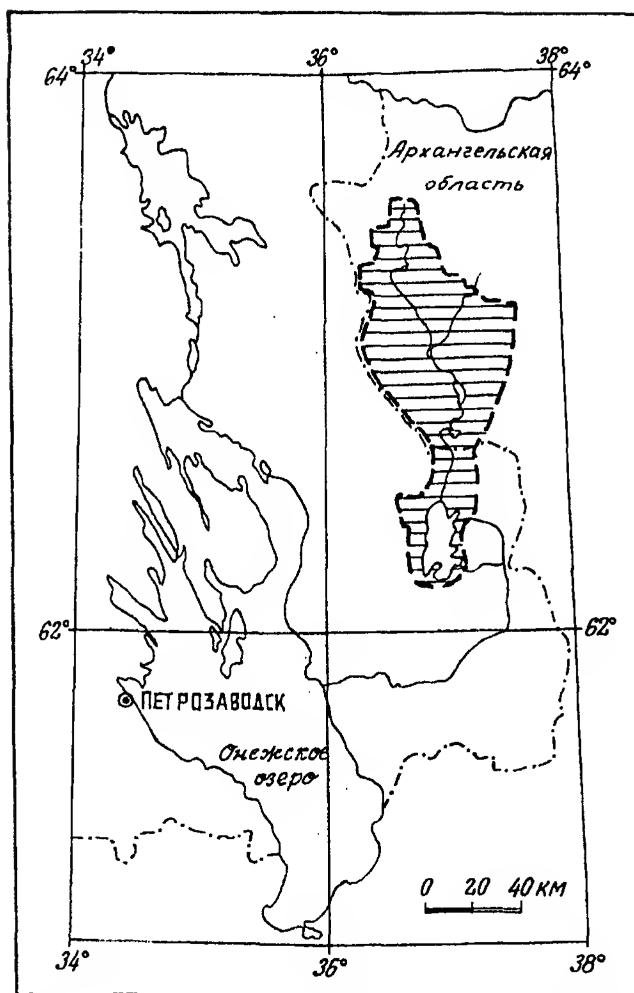


Рис. 1. Местоположение национального природного парка «Водлозерский».

Природные условия и заболоченность парка

Болота являются неотъемлемым компонентом природных ландшафтов парка и занимают 191 тыс. га. Такая степень заболоченности парка (более 40 % территории) определяется сложившимися здесь природными условиями.

Климат региона умеренно континентальный. Средиегодовая температура воздуха составляет около 1.5 °С (Романов, 1961); средняя температура января –11.5 °С, июля — +16 °С. Годовая сумма осадков 650—700 мм, из иих примерно 55 % выпадает в теплый период (май—октябрь). Суммарное испарение составляет 300—350 мм. Количество осадков и величина испарения увеличиваются с севера иа юг. Для региона характерны поздняя весна и продолжительная осень. Весной в связи с таянием снега отмечается сильный подток воды с южных склонов кряжа Ветреный пояс.

Более 2/3 площади парка расположено в бассейне р. Илексы. Густота речной сети бассейна равна 0.32 км/км (для сравнения: в среднем по Карелии — 0.50) (Ресурсы..., 1972). Коэффициент озерности составляет 3.1 %. Озера оказывают подпорное влияние, особенно весной, на сток воды в р. Илексе. На реке имеется 12 порогов,

которые существенно ослабляют пропускную способность речного русла (Филенко, 1974).

Таким образом, климатические и гидрологические условия парка благоприятствуют болотообразовательному процессу. Однако их влияние на заболачивание отдельных частей парка усиливается или ослабляется геолого-геоморфологическими особенностями ландшафтов.

Территория парка является восточной окраиной Балтийского щита. Кристаллический фундамент повсеместно перекрыт толщей рыхлых ледниковых отложений четвертичного возраста (Ильин и др., 1992). Северная часть парка расположена на южном склоне кряжа Ветреный пояс, представляющем собой денудационную кристаллическую гряду, сложенную породами докембрийского возраста. Максимальные абсолютные отметки поверхности здесь достигают 300 м. Заболоченность — 10—15 %. Центральная часть парка находится в пределах холмисто-грядовой равнины, поверхность которой наклонена с севера на юг в сторону оз. Водлозера. Ее абсолютные высоты составляют 170—200 м. На равнине имеется полный набор различных типов ледникового и озерно-ледникового рельефа, характерного для областей материкового оледенения. Здесь представлены друмлиновые моренные равнины, холмистые и холмисто-грядовые моренные равнины, купольно-грядовые кольцевые образования, ледораздельные возвышенности, а также различные формы водно-ледникового рельефа (Ильин и др., 1992). Эта часть парка заболочена на 30—70 %, что обусловлено не только равнинным характером территории, но и слабой ее дренированностью. Южная часть парка, охватывающая пространство вокруг оз. Водлозера, представляет собой холмистую моренную равнину с абсолютными отметками 140—150 м.

Эта территория хорошо дренируется многочисленными речками и ручьями, впадающими в озеро, а также крупными реками Вама и Сухая Водла, вытекающими из него, и заболочена в среднем на 10—15 %.

Примерно 2/3 территории парка (его южная и центральная части) относится к полосе среднетаежных лесов и входят в состав Водлозерско-Онегорецкого округа (Геоботаническое..., 1989). Здесь господствуют еловые зеленомошные, преимущественно черничные леса и широко распространены ельники долгомошные и сосняки сфагновые. Во флоре встречаются восточноевропейские и восточноевропейско-сибирские виды: *Larix sibirica* Ledeb.,[1] *Trisetum sibiricum* Rupr., *Rubus humilifolius* C. A. Mey., *Alchemilla sarmatika* Juz. и др. (Цинзерлинг, 1932).

Растительность остальной (северной) части парка относится к Прибеломорскому округу северотаежных лесов. На этой территории преобладают еловые редкостойные воронично-черничные и своеобразные лишайниково-моховые каменистые леса.

Флора и растительность болот

Флора и растительность этого региона изучены слабо. По нашим предварительным данным, во флоре болот парка насчитывается 106 видов сосудистых растений, листостебельных и печеночных мхов, лишайников. По широтному распределению она подразделяется на 5 географических групп. К группе арктоальпийских видов относится только *Baeothryon cespitosum* (L.) A. Dietr. В группу гипоарктических видов (13) входят обычные для болот кустарнички *Andromeda polifolia* L., *Betula nana* L., *Empetrum nigrum* L., *Ledum palustre* L., а также травы *Rubus chamaemorus* L., *Eriophorum vaginatum* L. и мхи *Sphagnum aongstroemii* C. Hartm., *S. jensenii* H. Lindb., *S. lindbergii* Schimp. ex Lindb., *Polytrichum strictum* Brid. Группа бореальных видов самая многочисленная по составу (44 вида сосудистых растений, 35 видов листостебельных и печеночных мхов); наиболее часто встречаются *Picea abies* (L.) Karst., *Betula pubescens* Ehrh., *Salix myrtilloides* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz., *O. palustris* Pers., *Carex chordorrhiza* Ehrh., *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. limosa* L., *C. omskiana* Meinsh., *C. pauciflora* Lightf., *Eriophorum polystachion* L., *Menyanthes trifolia-*

[1] Названия сосудистых растений приводятся по сводке М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982), листостебельных мхов — по работе М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992).

ТАБЛИЦА 1

Типы болотных массивов национального парка «Водлозерский» (названия типов с небольшими изменениями приводятся по: Юрковская, 1992)

Типы болотных массивов	Площадь		Доминирующие болотные участки (фации)
	тыс. га	%	
1. Олиготрофный грядово-мочажинный кассандрово-морошково-сфагновый, печорско-онежский	85.0	44.5	Pineto-Sphagneta fusci + + Sphagneta baltici, Pineto-Sphagneta fusci + Sphagneta maji + озерки, Sphagneta fusci + + Sphagneta baltici
2. Олиготрофный и мезоолиготрофный сосново-пушицево-кустарничково-сфагновый	19.0	9.9	Pineto-Sphagneta fusci, Pineto-Sphagneta angustifolii
3. Мезотрофный кустарничково-пухоносово-осоково-сфагновый, онежско-печорский аапа	66.0	34.7	Cariceta + Mixtosphagneta, Cariceta + Sphagneta papillosi + + озерки, Sphagneta papillosi + + Sphagneta maji
4. Мезотрофный травяно (осоково)-сфагновый	19.0	9.9	Sphagneta fallaxi
5. Мезоевтрофный и евтрофный травяно-гипновый	1.0	0.5	Herbeto-hypneta
6. Мезоевтрофный и евтрофный лесной осоково-разнотравный	1.0	0.5	Ligneto-mixtoherbeta

ta L., *Sphagnum angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens., *S. balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens., *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. majus* (Russ.) C. Jens., *S. papillosum* Lindb., *S. subsecundum* Ness. ex Sturm., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Drepanocladus exannulatus* (Guemb in B. S. G.) Warnst., *Polytrichum commune* Hedw. и др. Из бореально-неморальных видов отмечен *Cardamine pratensis* L. В группе плюризональных растений насчитывается 8 видов: *Pinus sylvestris* L., *Salix rosmarinifolia* L., *S. cinerea* L., *Equisetum fluviatile* L., *Scheuchzeria palustris* L. и т. д.

На болотах парка встречены растения, занесенные в «Красную книгу РСФСР» (1988): *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó. и «Красную книгу Карелии» (1985): *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó., *D. incarnata* (L.) Soó., *Epipactis palustris* (L.) Crantz.

На территории парка доминируют 6 типов болотных массивов (табл. 1), различающихся по режиму водно-минерального питания и растительному покрову.

Здесь господствуют олиготрофные сфагновые грядово-мочажинные печорско-онежские болота, которые относятся к группе северо-восточноевропейских сфагновых верховых болот (Юрковская, 1992). Они объединяют типичные таежные сфагновые верховые болота, где отсутствует *Calluna vulgaris* (L.) Hull и очень редки западные виды сфагновых мхов: *Sphagnum rubellum* Wils., *S. tenellum* (Brid.) Perss. ex Brid. Болотные массивы этого типа распространены к востоку от р. Выг и Онежского оз. до Урала. Местами они могут подниматься на север до Полярного круга и спускаться на юг до 60° с. ш. Таким образом, по территории парка проходит часть западной границы ареала печорско-онежских болот.

Печорско-онежские болота парка обычно состоят из слабовыпуклого грядово-мочажинного центра, облесенных олиготрофных и мезоолиготрофных сосново-пушицево-кустарничково-сфагновых окраек, мезотрофных осоково-сфагновых топей. Нами выделено 2 топоэдафических варианта таких болот: 1-й — слабо обводненные болота со сфагновыми мочажинами; 2-й — более обводненные болота с вторичными озерками и мочажинами с деградирующим сфагновым покровом. На грядах и кочках болот 1-го варианта представлены сосново-кустарничково-сфагновые (*Sphagnum*

fuscum, *S. angustifolium*) сообщества, в сфагновых мочажинах — шейхцериево-сфагновые (обычно со *S. majus*) и пушицево-сфагновые (*S. balticum*). В контактных зонах гряд и мочажин изредка встречаются синузии *S. rubellum*. В озерках болот 2-го варианта единично произрастают *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum majus*. В промежуточной полосе между озерками и грядами формируются сообщества с *Andromeda polifolia*, *Rhynchospora alba* (L.) Vahl., *Sphagnum fuscum* и *S. majus*. Мочажины в основном шейхцериево-сфагновые (*S. majus*). В местах деградации их сфагнового покрова на обнажениях торфа отмечены *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T. Kop., *Drepanocladus fluitans* (Hedw.) Warnst., *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb., *Sphagnum majus*.

В целом печорско-онежские болота парка очень схожи по структуре растительного покрова с такими же типами болот Вологодской, Архангельской областей и Республики Коми, исследованных Т. К. Юрковской (1980).

Сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые болотные массивы тоже относятся к группе северо-восточноевропейских верховых болот (Юрковская, 1992). Древесный ярус болот образован *Pinus sylvestris* f. *uliginosa* и f. *litwinowii*, сомкнутость крон 0.3—0.4. В травяно-кустарничковом покрове доминируют *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*. Моховой ярус образован *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*. На облесенных мезоолиготрофных болотах встречаются *Betula pubescens*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum fallax*, иногда *S. aongstroemii*.

Кустарничково-пухоносово-осоково-сфагновые онежско-печорские аапа болота входят в группу североевропейских травяно-сфагново-гипновых болот. В европейской части России болота этой группы встречаются в полосе, охватывающей север таежной зоны и юг тундры, где они чередуются с распространенными здесь же сфагновыми верховыми и бугристыми болотами (Юрковская, 1980, 1992).

Онежско-печорские аапа болота сосредоточены главным образом в северной подзоне тайги, и их ареал в значительной степени совпадает с ареалом олиготрофных печорско-онежских болот, с которыми они обычно образуют сложные болотные системы. По территории парка проходит часть западной границы их распространения.

Онежско-печорским аапа болотам парка присуща сильная обводненность вогнутой центральной части. Здесь широко распространены кочковато-топяные, грядово-мочажинные и грядово-мочажинно-озерковые болотные участки. Гряды и кочки образованы кустарничково-травяно-сфагновыми сообществами с *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex pauciflora*, *Baeothryon cespitosum*, *Rhynchospora alba*, *Eriophorum polystachion*, *E. vaginatum*, *Sphagnum papillosum*, *S. magellanicum*, *S. fuscum*, *S. angustifolium*, реже с *Eriophorum gracile* Koch., *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata* Stokes. На грядах болота Конье нами были обнаружены ценопопуляции *Molinia caerulea* (L.) Moench. Вероятно, по территории парка проходит восточная граница ареала молинии голубой, так как ранее считалось, что на болотах этого типа она не произрастает (Юрковская, 1980, 1992). Здесь же изредка встречается *Trientalis europaea* L. Растительный покров травяных мочажин представлен *Carex limosa*, *C. chordorrhiza*, *C. rostrata*, *Scheuchzeria palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum fluviatile*, *Utricularia intermedia* Hayne, *Rhynchospora alba*. Покрытие мхов составляет 15—20 %. Отмечены синузии *Sphagnum platyphyllum* (Lindb. ex Braithw.) Sull. ex Warnst., *S. compactum* DC. in Lam. et DC., *S. obtusum* Warnst., *S. subsecundum*, *Drepanocladus exannulatus*. Сфагновые мочажины сформированы обычно *Sphagnum majus*, *S. balticum*, *S. papillosum*, *S. jensenii*. На болоте Конье в одной из мочажин со *Sphagnum jensenii* был встречен вид *Nymphaea candida* J. et C. Presl, не свойственный онежско-печорским аапа болотам. Растительный покров вторичных озерков изрежен и представлен в основном синузиями *Menyanthes trifoliata*.

Флористический состав онежско-печорских болот парка изучен еще недостаточно полно. Однако на основании проведенных нами исследований уже можно констатировать, что их флора имеет общие черты с флорой карельских аапа. Здесь встречаются такие характерные для карельских аапа болот виды растений, как *Molinia*

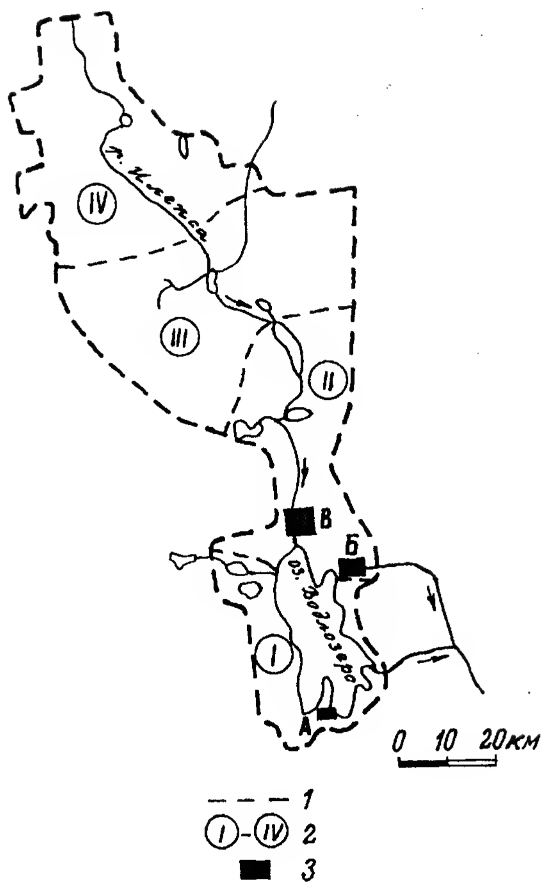


Рис. 2. Районирование болот и местоположение модельных территорий (МТ).

1 — границы болотных районов, *2* — болотные районы: *I* — Водлозерский, *II* — Усть-Илекский, *III* — Центрально-Илекский, *IV* — Верхне-Илекский; *3* — модельные территории: *А* — МТ-1, *Б* — МТ-2, *В* — МТ-3.

caerulea, *Nymphaea candida*, *Trientalis europaea*. В то же время во флоре парка отсутствует *Eriophorum russeolum* Hartm, который становится частым на онежско-печорских аапа болотах в восточной части их ареала.

Мезотрофные травяно(осоково)-сфагновые болота почти повсеместно распространены на территории парка. Они относятся к группе восточноевропейских сфагновых переходных болот и среди сфагновых болотных массивов имеют наиболее обширный географический ареал (Юрковская, 1992). Встречаются эти болота и в тундре, проникают и далеко на юг, в степи. Но наибольшие площади в европейской части России мезотрофные сфагновые болота занимают в тайге, особенно в Карелии и Архангельской обл.

На болотах этого типа господствуют мезотрофные болотные участки с *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum fallax*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. jensenii*. На некоторых из них, расположенных по берегам р. Илексы, довольно часто встречаются ценозы с *Carex omskiana*, *Sphagnum aongstroemii*.

Кроме рассмотренных нами типов болотных массивов, на территории парка распространены небольшие по площади березово-сосновые, березовые и еловые осоково-разнотравные мезоевтрофные и евтрофные лесные болота, а также мезоевтрофные и евтрофные гипново-осоковые болота. Они формируются в условиях

хорошего водно-минерального питания, что обеспечивает богатый видовой состав их растительного покрова.

Древесный ярус лесных болот образован сосной обыкновенной с примесью ели и березы пушистой. В подлеске произрастают *Sorbus aucuparia* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Juniperus communis* L. На приствольных кочках обильны кустарнички *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Chamaedaphne calyculata*, *Betula nana*, *Oxycoccus palustris*. В понижениях микрорельефа кустарнички встречаются редко, а покрытие трав достигает 60—70 %. Среди последних доминируют *Menyanthes trifoliata* и *Carex lasiocarpa*.

Моховой покров кочек образован *Sphagnum girgensohnii* Russ. Lindb., *S. fimbriatum* Wils. in Wils. et Hook. f., *S. magellanicum*, *S. russowii* Warnst., *S. centrale* C. Jens. ex H. Arnell et C. Jens., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. В западинах встречаются *Sphagnum riparium* Aongstr., *S. obtusum*, *S. fallax* и другие виды мхов.

Растительность мезоевтрофных и евтрофных травяных болот представлена травяными и осоково-гипновыми сообществами, доминантами которых являются *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*, *Comarum palustre* L., *Equisetum fluviatile*. Их проективное покрытие может достигать 70—80 %. Из мхов здесь отмечены *Sphagnum contortum* Schultz, *S. teres* (Schimp.) Aongstr. ex Hartm., *S. subsecundum*, *S. warnstorfii* Russ., *Drepanocladus exannulatus*, *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al., *Pseudobryum cinclidioides* (Hueb.) T. Kop. и др. Кустарнички встречаются редко и в основном на кочках, образованных *Sphagnum centrale*.

На основании особенностей распределения господствующих типов болотных массивов и степени заболоченности территория парка подразделяется нами на 4 болотных района (рис. 2).

Водлозерский болотный район охватывает южную часть парка вокруг оз. Водлозера. Заболоченность — 10—15 %. Доминируют 2 типа болотных массивов — сосново-пушицево-кустарничково-сфагновый и кассандрово-морошково-сфагновый со сфагновым грядово-мочажинным центром.

Усть-Илекский болотный район занимает часть бассейна р. Илексы — от оз. Водлозера на юге до оз. Монастырского на севере. Заболоченность этой территории — 20—30 %, господствуют кассандрово-морошково-сфагновые болота с грядово-мочажинным центром и мезотрофные травяно(осоково)-сфагновые болота.

В Центрально-Илекском болотном районе доминируют кассандрово-морошково-сфагновые болота с грядово-мочажинно-озерковым центром. Заболоченность — до 70 %.

В Верхне-Илекском районе господствуют онежско-печорские аапа болота. Заболоченность территории — 30—40 %.

Торфяная залежь и генезис болот

Особенности генезиса, динамики и стратиграфии торфяных отложений болот были нами изучены на трех модельных территориях (МТ), характеризующих наиболее распространенные типы болотных массивов парка (рис. 2, *3*; 3). Они отличаются друг от друга степенью заболоченности и рельефом поверхности.

МТ-1 (площадь 1600 га) расположена в южной части парка, примыкает к южному берегу оз. Водлозера. Рельеф ее поверхности холмисто-грядовый, с абсолютными высотами 140—170 м. Отметки поверхности болот колеблются от 140 до 147 м. Заболоченность — 15 %, площади болот небольшие (40—80 га), преобладают 3 типа болот.

Олиготрофные грядово-мочажинные и сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые болота формируются в замкнутых котловинах с одним (болото Лешезерское) или несколькими (Сосновое, Ухчинжа-2, Ниялахтинское) генетическими центрами, в которых происходило зарождение болот. Склоны дна котловин обычно песчаные, углубления глинистые и суглинистые. Котловины заполнены торфом; маломощный метровый слой глинистого сапропеля вскрыт при бурении торфяной залежи лишь на

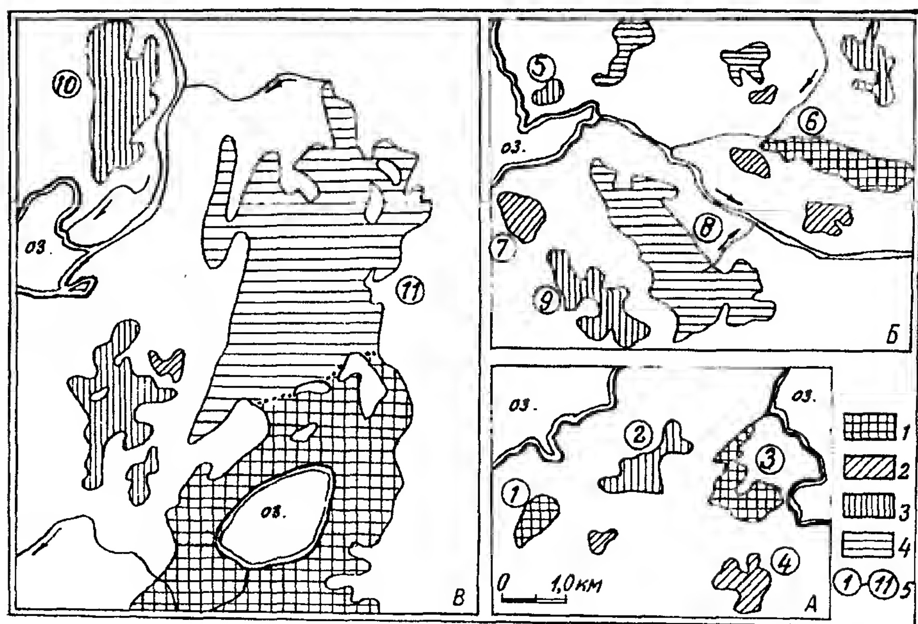


Рис. 3. Модельные территории (МТ).

Модельные территории: *А* — МТ-1, *Б* — МТ-2, *В* — МТ-3. Типы болот (*1—4*): *1* — олиготрофный печорско-онежский, *2* — олиготрофный и мезоолиготрофный сосново-пушицево-кустарничково-сфагновый, *3* — мезотрофный травяно(осоково)-сфагновый, *4* — мезотрофный онежско-печорский аапа. *5* — исследованные болота: *1* — Лешезерское, *2* — Ухчинжа-1, *3* — Ухчинжа-2, *4* — Ниялахтинское, *5* — У Верстовой Горки, *6* — Лайозерский мох, *7* — Юшка мох, *8* — Аглимский мох, *9* — Лучебник, *10* — Колонжозерское, *11* — Лишкмох.

болоте Лешезерское (рис. 4). Средняя глубина торфяной залежи олиготрофных болот — 3 м, максимальная — 5.6 м (болото Ниялахтинское).

Стратиграфия торфяных залежей отражает как общие закономерности динамики болот, так и локальные особенности режима их водно-минерального питания. Олиготрофные болота на МТ-1 образовались в результате следующей серии сукцессий растительности: пионерные травяные сообщества (базальные слои залежи с низинными тростниковыми, осоково-сфагновыми и переходными хвощевыми и шейхцериево-хвощевыми торфами) → пушицево-сфагновые (*S. fallax*) → пушицевые и пушицево-сфагновые (*S. angustifolium*, *S. magellanicum*) → современные олиготрофные сфагновые сообщества гряд, кочек, ковров и мочажин, в которых откладываются верховые виды торфа.

Мезотрофное травяно-сфагновое болото Ухчинжа-1 формируется в проточной котловине, имеющей 3 генетических центра. Его торфяная залежь, средняя глубина которой 4 м, более чем наполовину сложена низинными торфами. Динамика растительности болота на низинной стадии представлена сукцессионным рядом: осоково-сфагновые (*S. teres*) и хвощево-тростниковые сообщества → осоковые, осоково-хвощевые, сфагновые (*S. teres*) и древесно-осоковые. Сукцессии переходной стадии развития болота: осоково-сфагновые (*S. centrale*) и пушицево-сфагновые (*S. fallax*) → современные мезотрофные сфагновые сообщества (*S. fallax*), в которых откладываются переходные сфагновые торфа.

МТ-2 (площадь 3900 га) расположена на северо-восточном побережье оз. Водлозера (рис. 2, 3). Рельеф ее поверхности грядовый с абсолютными высотами 140—170 м. Заболоченность территории — 20 %, площадь болот колеблется от 15 до 336 га. По растительному покрову и режиму водно-минерального питания выделено 4 типа болот, среди которых доминируют онежско-печорские аапа. Последние формируются в сточных котловинах и логах с несколькими генетическими центрами.

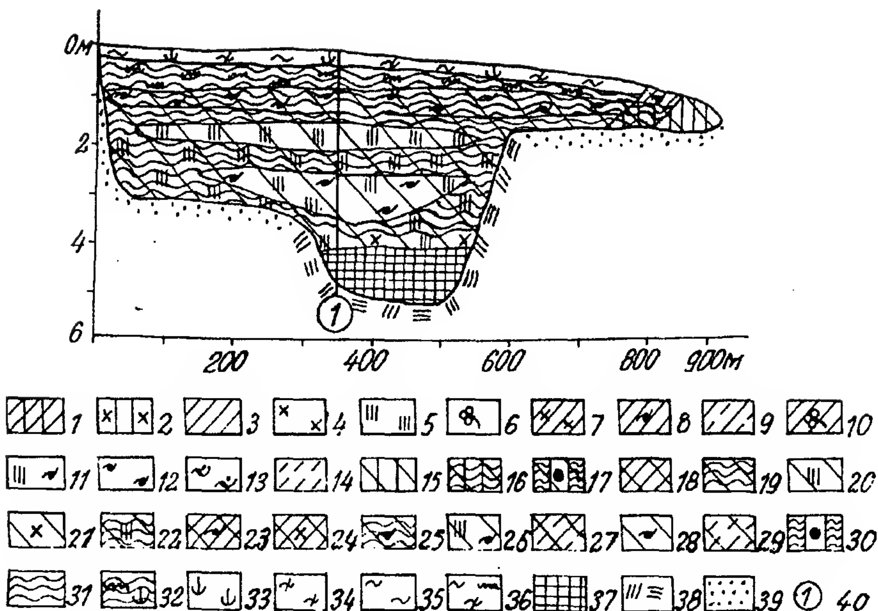


Рис. 4. Стратиграфия торфяной залежи болота Лешезерское.

1—14 — низинные виды торфа: *1* — древесно-осоковый, *2* — древесно-хвощевый, *3* — осоковый, *4* — хвощевый, *5* — шейхцериевый, *6* — вахтовый, *7* — хвощево-осоковый, *8* — вахтово-осоковый, *9* — осоково-сфагновый, *10* — шейхцериево-сфагновый, *11* — сфагновый, *12* — терес-торф, *13* — гипново-осоковый, *14* — гипновый; *15—29* — переходные виды торфа: *15* — древесный, *16* — древесно-пушицевый, *17* — сосново-пушицевый, *18* — осоковый, *19* — пушицевый, *20* — шейхцериевый, *21* — хвощевый, *22* — шейхцериево-пушицевый, *23* — хвощево-осоковый, *24* — осоково-сфагновый, *25* — пушицево-сфагновый, *26* — шейхцериево-сфагновый, *27* — сфагновый, *28* — гипново-осоковый, *29* — гипновый; *30—36* — верховые виды торфа: *30* — сосново-пушицевый, *31* — пушицевый, *32* — пушицево-сфагновый, *33* — ангустифолиум-торф, *34* — фускум-торф, *35* — сфагновый мочажинный, *36* — сфагновый комплексный; *37* — сапропель, *38* — глина, *39* — песок, *40* — номера скважин.

Например, котловина болота Суховодлинское имеет 2 центра, а болота Аглимский мох — 6 (рис. 5). Дно котловин глинистое, реже песчаное. Отложения сапропеля встречаются редко.

На этих болотах торфяная залежь от 2 до 5 м гл., образована в основном обильно увлажненными переходными хвощевыми, осоковыми, шейхцериевыми и сфагновыми торфами. Ее базальные слои до 0.5 м толщ., сложены низинными гипновыми, вахтовыми, осоково-сфагновыми (*S. teres*) торфами. Следовательно, развитие онежско-печорских аапа на МТ-2 шло от евтрофных травяно-гипновых и травяно-сфагновых (*S. teres*) сообществ к мезотрофным (появляются *S. centrale*, *S. fallax*) хвощево-сфагновым и шейхцериево-сфагновым и затем к ныне существующим осоково-сфагновым (*S. majus*, *S. papillosum*) сообществам гряд и мочажин, откладывающих переходные сфагновые и осоково-сфагновые торфа.

Мезотрофные травяно(осоково)-сфагновые болота на МТ-2 формируются в проточных котловинах, имеющих 2—4 генетических центра. Дно котловин обычно песчаное, с валунами и галькой. В генетических центрах встречаются отложения сапропеля, иногда до 5 м толщ. (рис. 6). Торфяная залежь 3—4 м гл., более чем наполовину сложена переходными осоковыми, шейхцериево-сфагновыми, осоково-сфагновыми и сфагновыми торфами. Ее придонные слои мощностью 0.5—1 м представлены низинными осоковыми и шейхцериево-сфагновыми (*S. teres*) торфами. Таким образом, мезотрофные травяно(осоково)-сфагновые болота на МТ-2 образовались в результате следующей серии сукцессий растительности: евтрофные осоковые и травяно-сфагновые (*S. teres*) сообщества → мезотрофные осоковые (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*) и осоково-сфагновые (*Sphagnum fallax*), шейхцериево-сфагновые

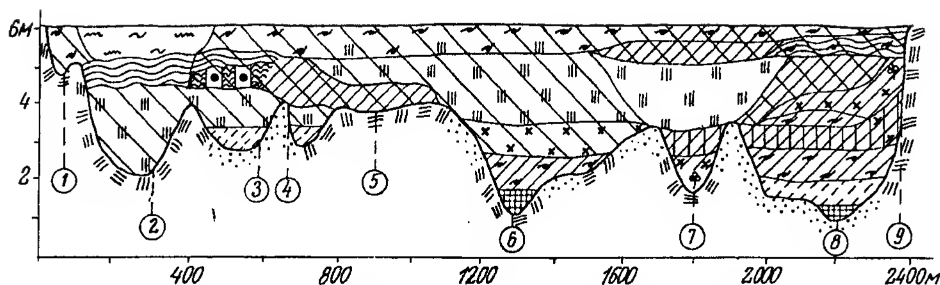


Рис. 5. Стратиграфия торфяной залежн болота Аглимский мох.
Условные обозначення те же, что и на рис. 4.

(*S. obtusum*, *S. fallax*) → современные мезотрофные сфагновые (*S. fallax*), откладывающие переходный сфагновый торф.

Олиготрофные сфагновые грядово-мочажинные и сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые болота на МТ-2 формируются в слабо проточных котловинах с 1 или 2 генетическими центрами. Дно котловин песчаное, с валунами и галькой; отложения сапропеля встречаются редко. Торфяная залежь 3—4 м гл., в основном состоит из переходных осоково-сфагновых и верховых пушицево-сфагновых торфов. Придонные слои торфа 0.5—1 м толщ., низинные осоково-сфагновые.

Развитие олиготрофных болот на МТ-2 шло от евтрофных осоково-сфагновых (*Carex lasiocarpa*, *C. chordorrhiza*, *Sphagnum teres*) к мезоолиготрофным осоково-сфагновым (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Sphagnum angustifolium*, *S. majus*, *S. magellanicum*) и затем к олиготрофным пушицево-сфагновым (*S. angustifolium*, *S. magellanicum*) сообществам. Современный растительный покров гряд, кочек, мочажин и ковров этих болот откладывает верховые сфагновые торфа.

МТ-3 (площадь 9000 га) расположена в 10 км на север от устья р. Илексы, впадающей в оз. Водлозеро (рис. 3). Исследуемая территория находится в пределах волнистой равнины с абсолютными высотами поверхности 140—160 м. Заболоченность — 60 %, площадь болот колеблется от 200 до 1780 га. По растительному покрову и режиму водно-минерального питания выделено 3 типа болотных массивов (рис. 3, табл. 1).

Олиготрофные сфагновые грядово-мочажинные печорско-онежские, сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые и онежско-печорские аапа болотные массивы входят в состав сложной болотной системы Лишкмох. Болотный массив онежско-печорского аапа типа расположен в северной части болотной системы. Он формируется в сточной котловине с 1 генетическим центром. Торфяная залежь 2—3 м гл., сложена

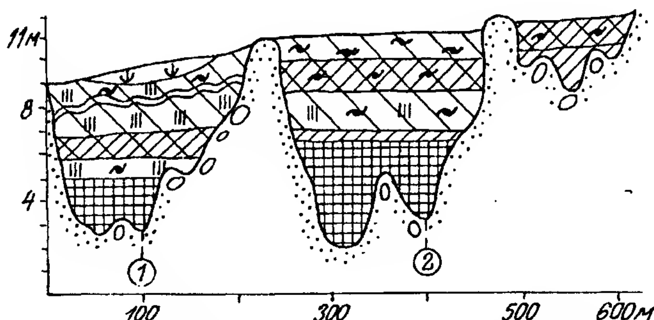


Рис. 6. Стратиграфия торфяной залежи болота У Верстовой Горки.
Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

в основном обильно увлажненными низинными вахтово-осоковыми торфами. Развитие растительного покрова болотного массива шло от евтрофных хвощево-осоковых (*Equisetum fluviatile*, *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*) сообществ к евтрофным осоковым, шейхцериево-осоковым и вахтово-осоковым. Современные растительные сообщества сфагновых гряд и мочажин откладывают переходные сфагновые и осоково-сфагновые торфа. Тощина этих слоев торфа 0.5 м.

Олиготрофный сфагновый грядово-мочажинный печорско-онежский болотный массив занимает южную часть болотной системы, формируясь в проточной котловине на месте обмелевшего озера. Придонный слой сапропеля имеет толщину 1—1.5 м. Торфяная залежь болота, глубина которой в среднем 3 м, более чем наполовину сложена верховыми пушицевыми и пушицево-сфагновыми торфами. Базальные слои представлены низинными травяно-гипновыми торфами. Сверху они перекрыты переходными осоково-сфагновыми. Современные растительные сообщества сфагновых гряд и мочажин откладывают верховые сфагновые торфа.

Мезотрофные травяно(осоково)-сфагновые болота на МТ-3 формируются в сточных котловинах с 2—3 генетическими центрами. Дно котловин песчаное. Торфяная залежь этих болот неглубокая — 1—2 м. Нижние ее слои сложены переходными осоковыми (доминируют остатки *Carex rostrata*) и осоково-сфагновыми (*C. rostrata*, *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*) торфами. Верхние горизонты залежи 0.5—0.7 м толщ., представлены сфагновыми (*S. fallax*) торфами, отложенными современными растительными сообществами Carex rostrata—Sphagnum fallax.

Ретроспективный прогноз развития болот в будущем

Возможность разработки прогнозов заболачивания основана на установленных тенденциях развития болот в прошлом. Эти тенденции опираются на общие и частные закономерности смен растительных сообществ, данные по скорости вертикального роста торфа и горизонтального увеличения площади болот.

Первые попытки разработки таких прогнозов на тысячелетний интервал были сделаны ранее (Елина и др., 1984; Коломыцев, 1993). Все они носят обобщенный характер, но в них заложены потенциальные возможности для составления более частных прогнозов на конкретные территории с учетом разностей рельефа.

При составлении прогноза мы опирались на сведения о развитии болот трех модельных территорий, описанных выше. При этом рассматривались особенности динамики вертикального и линейного роста болот в среднем за голоцен и за последнее тысячелетие, а затем составлялись прогнозные построения для отдельных МТ с экстраполяцией данных на аналогичные условия для всего парка.

Показатели вертикального прироста торфа

Основными исходными величинами являются время начального развития болот и длительность отложения преобладающих видов торфа. Возраст болот устанавливался по опубликованным спорово-пыльцевым диаграммам (Елина, 1981; Елина, Юрковская, 1988), а также расчетным методом (Елина и др., 1984). Из трех опубликованных диаграмм только одна выполнена для болотных отложений из юго-восточной части парка. Другие две — для разрезов, примыкающих к его северной и южной границам. Радиоуглеродное датирование придонных слоев торфа имеется в двух разрезах. В последнее время получены еще две диаграммы из территории, примыкающей к западной границе парка. Одна из них подробно датирована (37 радиоуглеродных дат); она характеризует торфяные отложения болотного массива Чудесное, расположенного в пределах моренной волнистой равнины, широко распространенной на территории парка. Перечисленные данные позволили оценить время возникновения болот трех модельных территорий и рассчитать скорость вертикального и линейного прироста торфа (табл. 2).

Подробно изучены особенности прироста разных видов торфов на болоте Чудес-

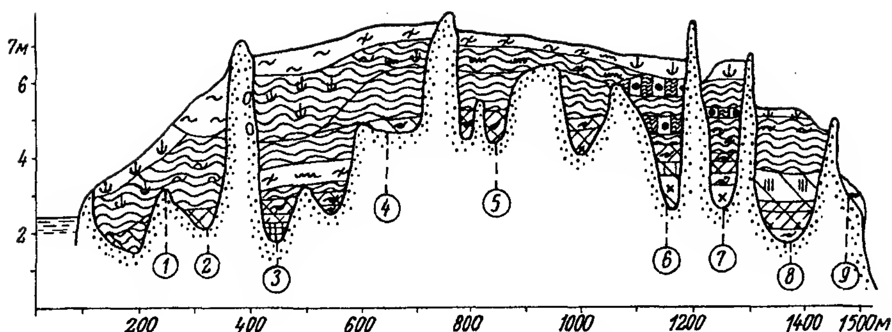


Рис. 7. Стратиграфия торфяной залежи болота Чудесное.

Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

ное. На стратиграфическом профиле (рис. 7) хорошо виден первоначальный характер рельефа: довольно крутые уклоны бортов котловины (tgα от 0.1 до 0.15) и выпуклую поверхность со средними уклонами 0.006. Благодаря такой морфоструктуре котловины определились особенности торфонакопления с преобладанием пушицевых и пушицево-сфагновых верховых торфов и медленным вертикальным приростом (0.42 мм/год). В скважине *3* выполнены палинологический и радиоуглеродный анализы (в НИИ географии СПбГУ). Прирост торфа колеблется от 0.25 до 0.95 мм/год (рис. 8) и зависит от индекса влажности (ИВ) палеосообществ, степени разложения и видов торфа. Гидрологический режим, реконструированный с помощью ИВ (по: Елина, Юрковская, 1992), периодически менялся (5 этапов). При низкой влажности (ИВ — около 4) на болоте преобладали древесно-пушицево-сфагновые и пушицево-сфагновые сообщества, при высокой (ИВ — до 7) — сфагновые и осоково-гипновые. Эти зависимости были нарушены около 8200 лет назад (л. н.) (гл. 3.8 м) обширным пожаром. Постпирогенные сукцессии продолжались до 5200 л. н. Первыми были сообщества с доминированием *Polytrichum commune*, сформировавшие мощный слой

ТАБЛИЦА 2

Вертикальный и горизонтальный рост болот в голоцене (по модельным территориям: МТ)

МТ	Номера болот (см. рис. 3)	Название болота	Площадь, га	Глубина, м	Возраст, л. н.	Прирост торфа, мм/год	Линейный рост, см/год
1	1	Лешезерское	40	4.0	7000	0.57	5.1
	2	Ухчинжа-1	65	4.0	6500	0.61	6.9
	3	Ухчинжа-2	80	3.5	6500	0.54	7.7
	4	Ниялахтинское	60	5.6	8200	0.68	5.3
2	5	У Верстовой Горки	15	6.0	7200	0.76	3.1
	6	Лайозерский мох	132	2.75	5500	0.50	11.8
	7	Юшка мох	45	2.2	3700	0.60	10.2
	8	Аглимский мох	336	4.5	6000	0.75	17.2
	9	Лучебник	60	4.5	6500	0.70	6.7
3	10	Колонжозерское	200	2.0	3000	0.70	26.6
	11	Лишкмох	1780	3.0	7000	0.50	34.0
Болота, расположенные вблизи границ парка		Чудесное	40	4.6	9770	0.43	3.6
		Долгое	150	2.8	8500	0.32	8.1
		Осоковое	78	6.5	7500	0.86	6.6
		Глубокое	122	4.75	5800	0.80	7.6
		Каменный мох	350	3.75	7900	0.47	13.3

Примечание. Одной чертой подчеркнуты даты, полученные по спорово-пыльцевым диаграммам, двумя — то же и по радиоуглеродным датам; остальные даты расчетные.

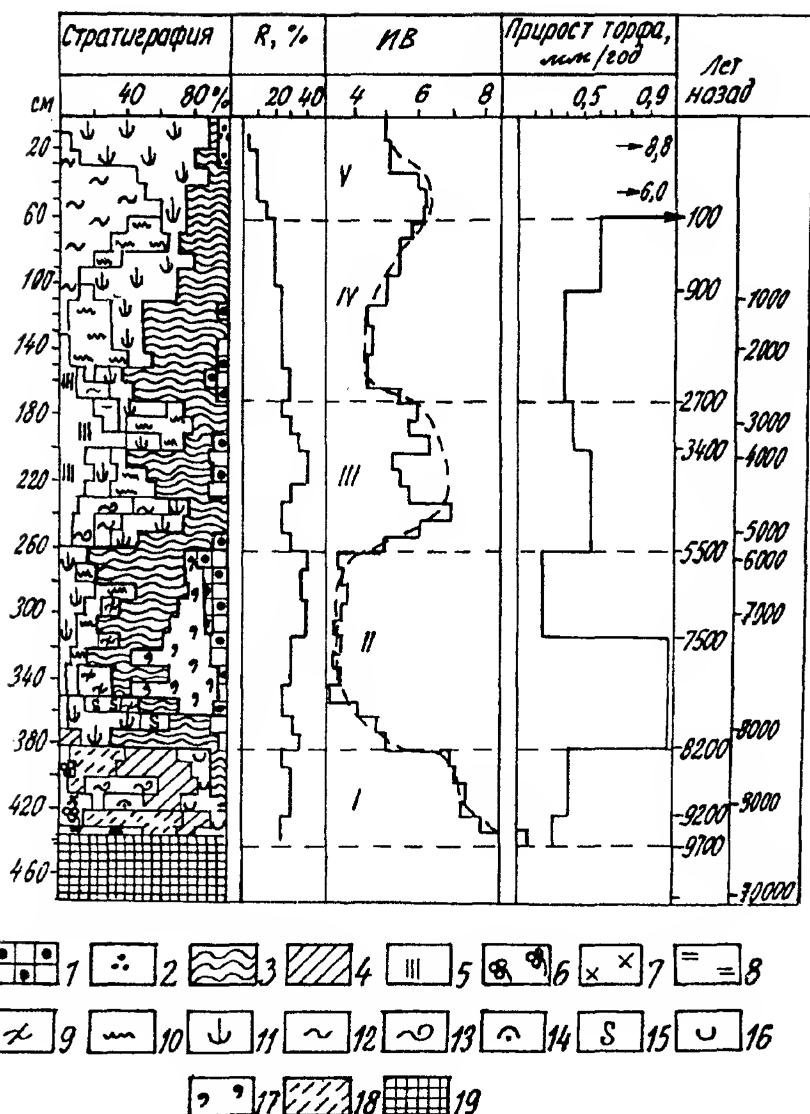


Рис. 8. Стратиграфическая колонка (скв. 3) болота Чудесное, степень разложения торфа (R, %), индекс влажности (ИВ) палеосообществ и прирост торфа (мм/год).

Растительные остатки в торфе: *1* — сосна, *2* — кустарнички, *3* — пушица, *4* — осоки, *5* — шейхцерия, *6* — вахта, *7* — хвощ, *8* — травы-гидрофиты, *9* — *Sphagnum fuscum*, *10* — *S. magellanicum*, *11* — *S. angustifolium*, *12* — *S. balticum*, *13* — *S. majus*, *14* — *S. fallax*, *15* — *S. papillosum*, *16* — *Sphagnum* sp. sp., *17* — *Polytrichum commune*, *18* — гипновые мхи, *19* — сапропель.

торфа с очень высоким приростом (0.95 мм/год), но при низком ИВ (около 4). Такая аномалия в отношении прироста торфа была связана с особенностями накопления и разложения фитомассы политриховых сообществ. Все последующие этапы свидетельствуют о четкой зависимости перечисленных показателей.

Для болот, где возраст определен по спорово-пыльцевому анализу, получены значения прироста по разным видам торфов: для древесно-пушицевого и пушицево-сфагнового верховых он в среднем составляет 0.37 (0.24—0.61) мм/год, для сфагнового верхового — 0.7 (0.56—0.96) мм/год. Эти значения несколько ниже, чем в целом

по Карелии (Елина и др., 1984), что может определяться другими условиями накопления торфа в восточной Карелии и, вероятно, более короткой выборкой указанных данных.

Для дальнейших расчетов использованы также данные среднего прироста торфа по видам залежи: для пушицево-сфагновой верховой — 0.42, для сфагновой верховой — 0.47, для осоково-шейхцериевой переходной — 0.76, для шейхцериево-сфагновой переходной — 0.80, для осоково-гипновой переходной — 0.86 мм/год.

Показатели горизонтального роста болот

Данные по горизонтальному росту болот получены для каждого болота трех модельных территорий (табл. 2) и в среднем — для основных типов рельефа (из расчета на 1000 га МТ). Так, в грядовом ледниковом рельефе болота увеличивались на 140 м²/год, в холмистом — на 216, на волнистой равнине — на 530 м²/год. Опубликованные ранее данные достаточно близки: в первых 2 типах рельефа — 115—275, в 3-м — 226—500 м²/год (Елина и др., 1984). В. А. Коломыцев (1993) приводит несколько меньшие значения: в грядовом и холмистом рельефе — 90, на волнистой равнине — 220 м²/год. Для наших прогнозных построений мы будем использовать конкретные данные, полученные для болот парка.

Для коррекции этих сведений приводим значения линейного роста болот в последнее тысячелетие. Исследования контактных полос (болото—лес) проводились Т. И. Бразовской на разных типах болот Карелии. На окрайках болот с небольшим подъемом дна (tgα 0.01—0.04) заложены несколько трансект, секущих периферию, окрайки и примыкающие суходолы, конечная глубина трансект составляла примерно 1 м. Определение абсолютного возраста придонных слоев торфа показало, что возраст базальных слоев здесь колеблется от 400 до 1400 лет. Скорость линейного роста болот составляет 2.3—6.5 см/год (табл. 3).

На тех же болотах для сравнения получены значения роста за все время их существования. Болото Неназванное начало развиваться 8960+70 (ТА-1242) л. н. и прирастало на 15.1, а болото Самбальское (9260+130, ЛУ-3210) — на 11.8 см/год. Для болот ГНПП «Водлозерский» значения линейного роста приведены в табл. 2. Из табл. 4 видно, что в последнее тысячелетие рост болот уменьшился в 3—4 раза по сравнению со средним за голоцен.

Прогнозные построения

При прогнозных построениях в отношении динамики растительности на болотах, их линейного и вертикального роста учитывали все перечисленные тенденции в целом по голоцену и использовали известные в литературе прогнозы развития климата (Краснов, 1973; Будыко, 1980). Вероятнее всего, в ближайшее тысячелетие произойдет потепление климата (на 2—3 °С), связанное с увеличением (в 2 раза) в атмосфере углекислого газа антропогенного происхождения. Возрастет и количество осадков. Такие условия будут достаточно близки к климатическому оптимуму голоцена.

Существенное значение для объективной оценки вертикального роста болот в будущем должны иметь сведения об особенностях этого процесса в последнее тысячелетие (см. табл. 3). Средние значения прироста не дают представления о росте торфа в деятельном горизонте, где он достигает 4—17 мм/год. По-видимому, таким же образом будет происходить рост болот и в будущем. Современный слой деятельного горизонта уплотнится, и при сохранившемся виде торфа выше сформируется его аналог.

Следующий этап расчетов состоит в оценке увеличения степени заболоченности и глубин болот по модельным территориям. Так, если площадь МТ-1 равна 1600 га, а заболоченность — 15 %, то болота на 1000 га занимают 150 га. За время существования болот (7000 лет) при средней глубине залежи, равной 4 м, рост их площади составит 210 м²/год (0.2 га/год). Таким образом, в будущее тысячелетие площадь

болот должна увеличиться на 20 га и достичь 170 га на 1000 га МТ-1. Но с учетом величины уклонов в холмисто-грядовом рельефе и тенденции уменьшения роста добавочная величина площади болот составит около 5 га (заболоченность 15.5 %), а их глубина — 4.5 м. Так же определены эти значения для других модельных территорий, но коэффициент уменьшения линейного роста в них будет другой, поэтому на МТ-2 заболоченность увеличится с 20 до 22 %, на МТ-3 — с 60 до 65 %.

Используя все эти данные, можно рассчитать увеличение заболоченности, глубину болот и запасы торфа в будущий тысячелетний интервал в среднем по парку. Заболоченность составит 44 % (площадь болот — 205 тыс. га), запас торфа — около 8.5 млрд т (в настоящее время — 6.8 млрд т сырого веса). Такие данные можно получить как по типам рельефа парка, так и по болотным районам.

В пределах разных типов рельефа увеличение степени заболоченности и глубин торфа будет протекать неодинаково. В грядовом рельефе при значительных уклонах берегов, примыкающих к болотам (tgα 0.1—1, по: Коломыцев, 1993), площади болот практически не увеличатся, зато их вертикальный прирост будет довольно большим (до 1 м в 1000 лет). В условиях волнистых равнин заболоченность возрастает примерно на ту же величину, что и в среднем за голоцен (65 га/1000 лет на 1000 га модельной территории). Это определяется небольшими уклонами (tgα 0.1) суходолов, примыкающих к болотам. Следовательно, заболоченность увеличится с 60 % (в среднем) в настоящее время до 65 % через 1000 лет. Не только существующие болота будут расширяться в стороны, но и возникнут новые мелкозалежные болота на месте заболоченных лесов. На участках с волнистым рельефом площадь болот увеличится на 11.6 тыс. га (с 128.4 тыс. га до 140 тыс. га), а в целом на территории парка — на 14 тыс. га (с 191 тыс. га до 250 тыс. га).

В будущие 1000 лет произойдут изменения и в растительном покрове болот. В Водлозерском болотном районе в небольших котловинах увеличится проточность и, как результат, на сосново-пушицево-кустарничково-сфагновых болотах древостой будет более сомкнутым, и на их месте

ТАБЛИЦА 3

Показатели вертикального и горизонтального роста болот в последнее тысячелетие (по трансектам)

Трансекты	Торфяная залежь	Длина трансекта, м	Глубина (макс.) торфа, м	Возраст		tg α	Вертикальный прирост, мм/год			Горизонтальный рост, см/год
				^{14}C	индекс и номер лаборатории		средний	в деятельном слое	в инертном слое	
I	Переходная	34	1.0	1200+70	ЛУ-2896	0.03	0.83	6.4	0.80	2.3
II	»	51	1.2	930+60	ЛУ-2897	0.02	1.30	4.2	0.80	5.5
III	Верховая	100	1.0	1390+40	ЛУ-2898	0.01	0.72	17.4	0.50	3.4
IV	Переходная	40	1.1	1040+70	ЛУ-2899	0.03	1.06	12.6	0.90	4.6
V	Верховая	60	1.2	2060+50	ЛУ-3132	0.02	0.58	7.8	0.50	2.9
VI	»	28	1.0	430+80	ЛУ-3124	0.04	0.23	9.4	0.22	6.5

Примечание. Трансекты I—IV изучены на болоте Неназванное (тип — кольцевой аапа, рельеф — озерно-ледниковая равнина), V — на болоте Самбальское (тип — олиготрофный сфагновый грядово-мочажинный, рельеф — волнистая моренная равнина), VI — на болоте Пегрема (тип тот же, рельеф — озерно-ледниковая равнина).

ТАБЛИЦА 4

Темпы линейного роста болот в разных типах рельефа ледникового генезиса (по табл. 2, 3)

Рельеф	tg α котловин	Линейный рост болот, см/год	
		от 0 до 1000 лет	от 0 до 9000 лет
Грядовый	0.01—0.03	Нет данных	3.6—7.7 (5.4)
Холмистый	0.004—0.008	2.3—5.5 (3.7)	7.7—13.3 (10.4)
Волнистый	0.001—0.002	6.5*	21.8—34.0 (27.4)

Примечание.* Данные только по одной трансекте. В скобках приведены средние значения.

сформируются сосняки пушицево-сфагновые. На олиготрофных сфагновых грядово-мочажинных болотах уменьшится доля участков с грядово-мочажинными комплексами, расширится периферия с сосново-кустарничково-сфагновыми сообществами. Общая заболоченность увеличится мало, но возрастут глубина торфяной залежи и запас торфа.

В Усть-Илекском и Центрально-Илекском болотных районах, где преобладают волнистые равнины, заболоченность увеличится существенно. На господствующих здесь олиготрофных сфагновых грядово-мочажинных болотах, площади которых достигают значительных величин, растительность мало изменится, но возникнут новые олиготрофные сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые болота на месте заболоченных сосновых лесов. Глубина залежи возрастет от 3 до 3.5 м.

В Верхне-Илекском болотном районе, на преобладающих аапа болотах, также уменьшится доля центральных комплексов и расширится облесенная периферия. Степень заболоченности будет увеличиваться неравномерно. В грядовом рельефе, доля которого составляет 20 %, площади болот возрастут немного, но в холмистом рельефе и на волнистой равнине (80 %) заболоченность увеличится: в первом — с 45 до 50 %, во втором — с 45 до 55 %. Глубина залежи возрастет от 3 до 3.5 м.

Предложенные подходы для составления прогноза развития болотообразовательного процесса вполне могут быть использованы для получения таких данных по отдельным ландшафтам и крупным территориальным выделам.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 94-04-1136); the International Science Foundation and Russian Government (Grant NJ 40 100); хоздоговора № 429 с ГНПП «Водлозерский».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. Г., Кирюшкин В. Н. Районирование болот Архангельской области // Северо-Запад европейской части СССР. Л., 1968. Вып. 6. С. 81—113.

Антипин В. К., Дьячкова Т. Ю., Токарев П. Н. Природные особенности и биологические ресурсы болотных массивов национального парка «Водлозерский» // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 141—153.

Боч М. С., Мазинг В. В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 187 с.

Будыко М. И. Климат в прошлом и в будущем. Л., 1980. 350 с.

Галкина Е. А. О геоморфологической классификации болот // Болота и заболоченные земли Карелии. Петрозаводск, 1964. С. 106—113.

Галкина Е. А., Козлова Р. П. Принципы районирования болот (на примере районирования болот южной и средней Карелии) // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 123—176.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 64 с.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 156 с.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Болотные экосистемы низкогорий северной тайги // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск, 1988. С. 5—24.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 120—124.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1(1-2). С. 1—85.

Ильин В. А., Куликова В. В., Антипин В. К. Геолого-геоморфологическая характеристика национального парка «Водлозерский» // Геология и охрана недр Карелии. Петрозаводск, 1992. С. 42—51.

Кац Н. Я. Болота земного шара. М., 1971. 293 с.

Коломыцев В. А. Болотообразовательный процесс в средиетаежиых ландшафтах восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1993. 172 с.

Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1985. 184 с.

Красная книга РСФСР. (Растения). М., 1988. 590 с.

Краснов И. М. Опыт геологического и физико-географического развития Земли по ритмостратиграфическим схемам и астрономическим расчетам // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1973. № 2. С. 9—19.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР // Основные гидрологические характеристики. Т. 2. Карелия и Северо-Запад. Л., 1972. Ч. 1. 527 с.

Романов А. А. О климате Карелии. Петрозаводск, 1961. 130 с.

Филенко Р. А. Гидрологическое районирование Севера европейской части СССР. Л., 1974. 224 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического ин-та АН СССР. Л., 1932. Вып. 4. 377 с.

Юрковская Т. К. Растительность и стратиграфия типов верховых и аапа болот северо-востока европейской части СССР // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980. С. 18—42.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий // Тр. БИН РАН. 1992. Вып. 4. 256 с.

Antipin V. K., Tokarev P. N. Mire ecosystems of the Vodlozersky national park, Northern Russia // Finnish-Karelian symposium on mire conservation and classification. Helsinki, 1995. P. 36—41.

Институт биологии Карельского
научного центра РАН
Петрозаводск

Получено 8 VI 1995

SUMMARY

Terrestrial studies of mire ecosystems have been performed at the Vodlozero national nature park for the first time. Six mire types are recognised there, of which two are predominant: oligotrophic Pechyora-Onego and Onego-Pechyora aapa. According to the extent of waterlogging and predominance of one or other type of mires, the territory of the park is divided into four mire areas. Mire stratigraphy and genesis were investigated in detail in three model territories associated with the most wide spread types of relief. Two succession series prevail in the dynamics of mire vegetation: 1) from eutrophic grass and grass-sphagnum to mesotrophic grass and grass-sphagnum, 2) from mesotrophic grass and grass-sphagnum to oligotrophic cottom grass-sphagnum and sphagnum.

On the basis of the revealed trends in the development of mires in the Holocene prognosticated constructions of changes in the degree of waterlogging, horizontal and vertical increment of mires, dynamics of vegetation were performed. The research has shown, that in the last millennium the rate of mire increment has markedly reduced (3—4-fold) compared with these values characteristic of the Holocene. Hence, it was concluded, that in the future millennium the waterlogging will increase less intensely than it was earlier thought.

УДК 581.52 : 631.411

© Т. И. Игошина, Н. В. Алексеева-Попова, Н. А. Секретарева

О НАКОПЛЕНИИ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ СЕМЕЙСТВ *SALICACEAE* И *ERICACEAE* НА ИЗВЕСТКОВЫХ И СИЛИКАТНЫХ ПОРОДАХ (ЮГО-ВОСТОК ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

T. I. IGOSHINA, N. V. ALEXEEVA-POPOVA, N. A. SECRETAREVA. THE PECULIARITIES OF MINERAL ELEMENT ACCUMULATION BY REPRESENTATIVES OF THE *SALICACEAE* AND *ERICACEAE* FAMILIES ON LIMESTONE AND SILICEOUS ROCKS (SOUTH-EAST OF CHUKCHI PENINSULA)

Исследовано накопление химических элементов видами *Salicaceae* и *Ericaceae*, растущими на почвах с кислым, нейтральным и слабощелочным pH на кислых, основных и известковых породах. Оба семейства в целом характеризуются преимущественным накоплением Ca в листьях по сравнению с K и Mg. У видов, приуроченных к известковым породам, в сумме катионов преобладает Ca. В то же время ацидофильные виды (растущие только на кислых почвах) накапливают более высокие количества K. Амфитолерантные виды приспосабливаются к субстратам с различным содержанием доступных элементов путем изменения катионного состава в сторону увеличения доли Ca на щелочных почвах, K — на кислых. Обнаружены виды, у которых почти не меняются уровни накопления и соотношения элементов при перемене субстрата. Таким образом, уровень концентрации элемента в растении не всегда коррелирует с уровнем доступного элемента в почве. Обнаружен антагонизм в накоплении Ca и K, Ca и Mg, Fe и Mn в листьях исследованных видов. Это свойство сохраняется на почвах с различным уровнем доступного Ca и с различным pH. У растений *Salicaceae* на известковых почвах наиболее существенную роль в поддержании внутриклеточного баланса ионов играют органические кислоты, связывающие избыток поглощенного Ca. У некоторых видов на кислых почвах возрастает роль фосфора.

Причины экологической дифференциации видов сосудистых растений в отношении эдафических условий чрезвычайно разнообразны, и для ее объяснения важно исследование взаимосвязи уровней накопления элементов отдельными видами и уровней доступных элементов в почве.

Многолетние исследования на северо-востоке России показали, что в тундровой зоне карбонатные породы, изолируя органогенный горизонт почвы от слоя вечной мерзлоты, обеспечивают евтрофные условия существования растений, что способствует высокому видовому разнообразию (Юрцев, 1966; Петровский, 1967; Юрцев, Петровский, 1971). Многие флористы на основании наблюдений встречаемости видов и распределения их по сообществам приходили к выводу о главной роли почвенного Ca (Сохадзе, 1968). Особенно велика роль почвенного Ca на Чукотке, где на больших территориях имеются выходы карбонатных пород (Юрцев, 1974; Кожевников, 1976). В. Н. Разживин (1986), изучавший влияние реакции почвы на распределение видов в нивальных сообществах юго-востока Чукотского п-ова, в окр. пос. Янракыннот, также считает, что почвенный Ca играет более значимую роль, чем pH почвы и толщина снегового покрова. Наши экспериментальные исследования почвенных характеристик этого региона показали, что сочетание неглубоко залегающих пород с разной степенью основности обеспечивает благоприятный для растений статус подвижных и доступных растениям элементов, умеренную кислотность, нейтральность или умеренную щелочность почв. Обнаружена существенная роль Ca^{2+} в дифференциации почв по основности и в приуроченности растительных видов к определенным экотопам (Алексеева-Попова и др., 1994).

Западноевропейские ученые, изучающие распределение видов на известковых и силикатных породах, отмечают, что на поведение кальцефилов и кальцефобов действует множество факторов и не на всех типах почв Ca^{2+} принадлежит решающая роль. Реакция растений на определенные почвенные факторы видоспецифична и обусловлена различными физиолого-биохимическими механизмами (Kinzel, 1983).

Целью нашей работы является сравнительное исследование межвидовой и внутривидовой дифференциации растений по уровням накопления минеральных элементов в различных почвенно-геохимических условиях. Для первой публикации мы выбрали 2 семейства: ивовых, включающее в себя виолентов благоприятных условий (в тундровой зоне) (Юрцев, 1986), и вересковых, которые в большей части своих ареалов заселяют бедные, кислые почвы (Kinzel, 1982). Большинство видов обоих семейств на юго-востоке Чукотского п-ова представлено кустарничками.

Материал и методика

Образцы растений собирали в 4 основных группах (I—IV) экотопов, различающихся по характеру подстилающих пород, основности почв, уровням доступных элементов. Основные характеристики почв и растительности района исследований приведены в предыдущей публикации (Алексеева-Попова и др., 1994).

В данной работе приводятся результаты изучения минерального состава 10 видов ивовых (3 вида кустарниковых ив и 7 видов кустарничковых) и 11 видов вересковых кустарничков.

Среднюю пробу растений для анализа составляли из листьев растений данного вида, собранных с большого числа особей в данном экотопе. Число видов, представленных в каждой группе экотопов, неодинаково, поэтому неодинаково и число анализируемых проб (n) растений данного вида. Наряду с амфитолерантными видами собирали виды, встречающиеся только в одной группе экотопов. Некоторые виды по возможности собирали в различных экологических условиях. Например, образцы *Salix pulchra*[1] собраны на основных породах в 3 экотопах, входящих во II группу: в верхней части склона сопки, в середине пологого сырого шлейфа и на торфяных буграх у подножия сопки.

Листья, высушенные на воздухе, измельчали, навеску сухого материала (0.5 или 1.5 г в 2 повторностях) озоляли в муфельной печи при 450 °C, золу растворяли при нагревании в 2 н. HCl, фильтровали, доводили до нужного объема дистиллированной водой и использовали для определения химических элементов на атомно-абсорбционном спектрофотометре в пламени ацетилен—воздух. Все измерения на приборе сделаны Н. А. Сазыкиной. Фосфор определен И. В. Дроздовой колориметрическим методом по образованию метиленовой сини. Щелочность золы, характеризующая уровень накопления органических кислот, определена Н. Л. Ильинской. Авторы приносят глубокую благодарность вышеназванным сотрудникам. Полученные результаты обработаны на персональном компьютере с помощью пакета программ «Statgraphics».

Результаты и их обсуждение

Как показано в предыдущей работе (Алексеева-Попова и др., 1994), почвы в местах сбора растений характеризуются слабой дифференциацией почвенной толщи, небольшой глубиной, слабовыраженным гумусовым горизонтом. Мы приводим здесь краткую петрографическую характеристику подстилающих пород в каждой группе экотопов, солевой pH корнеобитаемого слоя почвы и другие необходимые для данного исследования характеристики (табл. 1).

Для всех типов почв характерна высокая насыщенность основаниями, и даже в I группе экотопов, наиболее бедной необходимыми для растений элементами, наименьшее значение степени насыщенности основаниями превышает 63 %. Во всех

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

ТАБЛИЦА 1

Некоторые характеристики экотопов, пределы колебаний

Группы экотопов	Породы	pH солевой	Насыщенность основаниями, %	Обменные катионы, мг-экв./100 г почвы		Доступный K^+, мг/100 г почвы	Подвижные микроэлементы, мг/кг			
				Ca^{2+}	Mg^{2+}		Fe	Mn	Zn	Cu
I	Граниты, кварциты	4.0—6.2	63.2—94.0	3.9—65.3	0.4—5.2	1.5—29.5	12.7—275	9.1—302	2.0—24.2	1.9—5.1
II	Габбро, диабазы	4.2—6.2	72.6—97.6	8.6—111.0	3.3—17.4	23.7—76.8	12.3—179	345—612	8.1—24.7	3.3—4.2
III	Сланцы, известковистые сланцы	6.6—6.9	97.2—99.6	77.0—182.0	2.1—17.8	30.0—68.8	18.6—38.3	47.2—412	11.8—44.6	2.4—5.3
IV	Известняки, мраморы	7.0—7.5	97.5—99.9	83.0—360.0	2.4—38.0	5.0—44.7	7.8—18.9	41.7—210	3.0—6.6	1.7—4.0

почвах Ca составляет значительную часть от суммы обменных катионов: от 94 % на известняках IV группы экотопов до 73 % на гранитах I группы. Доля Mg в сумме обменных оснований при этом снижается от 10 % в I группе до 5 % в IV. Почвы II и III групп средне обеспечены доступным K, в почвах I и IV групп его уровни ниже, что соответствует характеру подстилающих пород. Все почвы достаточно обеспечены подвижными Zn, Mn и Cu. В нейтральных (III группа), и особенно щелочных, почвах (IV группа) уровни подвижного Fe находятся ниже оптимального для тундровых почв.

Кустарничковые ивы в наших сборах представлены метаарктическими и аркто-альпийскими видами, собранными в основном на сухих, обдуваемых вершинах и склонах сопок, в экотопах с различными уровнями доступных элементов (табл. 2). Среди них на кислых и основных породах собраны *Salix phlebophylla* (группы экотопов I и II), *S. chamissonis* (II). На известняках (IV) *S. phlebophylla* замещается близким, преимущественно арктическим видом *S. rotundifolia* (Скворцов, 1966).

Амфитолерантные виды *S. polaris*, *S. arctica*, *S. reticulata* предпочитают евтрофные местообитания с удовлетворительным дренажем, зимой достаточно укрытые снегом. *S. polaris*, *S. reticulata* собраны на слабокислых почвах на юго-восточном склоне горы Хутенречхен (I группа экотопов), а также вместе с *S. arctica* на смешанных субстратах, питаемых известковыми стоками (III группа экотопов с нейтральным pH).

Галофит *S. ovalifolia* собран на слабо задернованном песчаном берегу р. Марич, под известковой сопкой (IV группа экотопов).

Из кустарниковых ив в окр. пос. Янракыннот распространен *S. lanata* subsp. *richardsonii*, предпочитающий обогащенные Ca породы (III и IV группы экотопов), но встречающийся и в евтрофных местообитаниях на породах кислого состава (I группа экотопов).

Сообщества *S. pulchra* более распространены на выщелоченных, бедных основаниями и кислых почвах (II группа экотопов); этот вид не требователен к режиму питания (Секретарева, 1988). *S. alaxensis* селится почти исключительно на свежих

ТАБЛИЦА 2

Содержание химических элементов и щелочность золы в листьях растений сем. *Salicaceae*

Виды	Группа экотопов	Щелочность золы, мг-экв./100 г	Зольность	Ca	Mg	K	P	Fe	Mn	Zn	Cu
			%/г сухой массы					мг/кг сухой массы			
Salix reticulata	I	116.7	7.41	1.52	0.21	1.51	0.20	99.0	129.0	193.0	10.2
	III	123.0	7.58	1.73	0.35	1.28	0.13	37.7	49.3	209.0	4.3
S. polaris	I	83.3	7.29	1.09	0.31	1.82	0.33	95.0	62.3	269.0	10.9
	III	84.4	6.04	1.28	0.27	1.10	0.15	57.6	88.3	240.6	4.5
S. phlebophylla	I	65.1	4.14	0.52	0.34	0.97	0.20	68.0	138.0	159.0	6.6
	II	65.8	3.80	0.55	0.28	0.94	0.19	68.0	132.0	125.0	—
S. arctica	III	97.1	7.13	1.63	0.27	1.10	0.18	42.8	87.0	94.8	3.5
	III	89.2	5.46	1.19	0.24	1.02	0.16	41.0	79.3	226.0	3.2
S. ovalifolia	IV	91.0	6.37	0.93	0.31	1.21	0.17	256.0	94.0	192.0	5.9
S. rotundifolia	IV	110.0	5.52	1.49	0.31	0.73	0.12	120.0	40.5	159.0	—
S. chamissonis	II	75.4	5.82	1.13	0.26	1.28	0.19	52.0	69.0	184.0	6.3
S. lanata subsp.	I	122.0	8.14	2.01	0.26	1.20	0.18	53.5	24.0	176.0	5.9
richardsonii	III	113.2	6.51	1.59	0.36	1.00	0.15	33.3	48.3	250.0	2.7
	IV	144.4	7.46	1.66	0.45	0.94	0.15	49.8	—	—	5.6
S. alaxensis	I	63.6	6.15	1.13	0.24	1.18	0.23	52.4	39.4	145.0	—
	II	60.8	5.02	0.95	0.18	1.10	0.17	45.8	45.5	112.0	—
S. pulchra	II	40.2	3.50	0.47	0.11	0.98	0.16	32.0	114.0	70.5	4.5
	II	41.7	3.43	0.51	0.19	0.83	0.22	44.8	129.0	142.5	3.7
	II	56.8	4.20	0.56	0.22	1.13	0.22	36.0	—	121.5	7.5

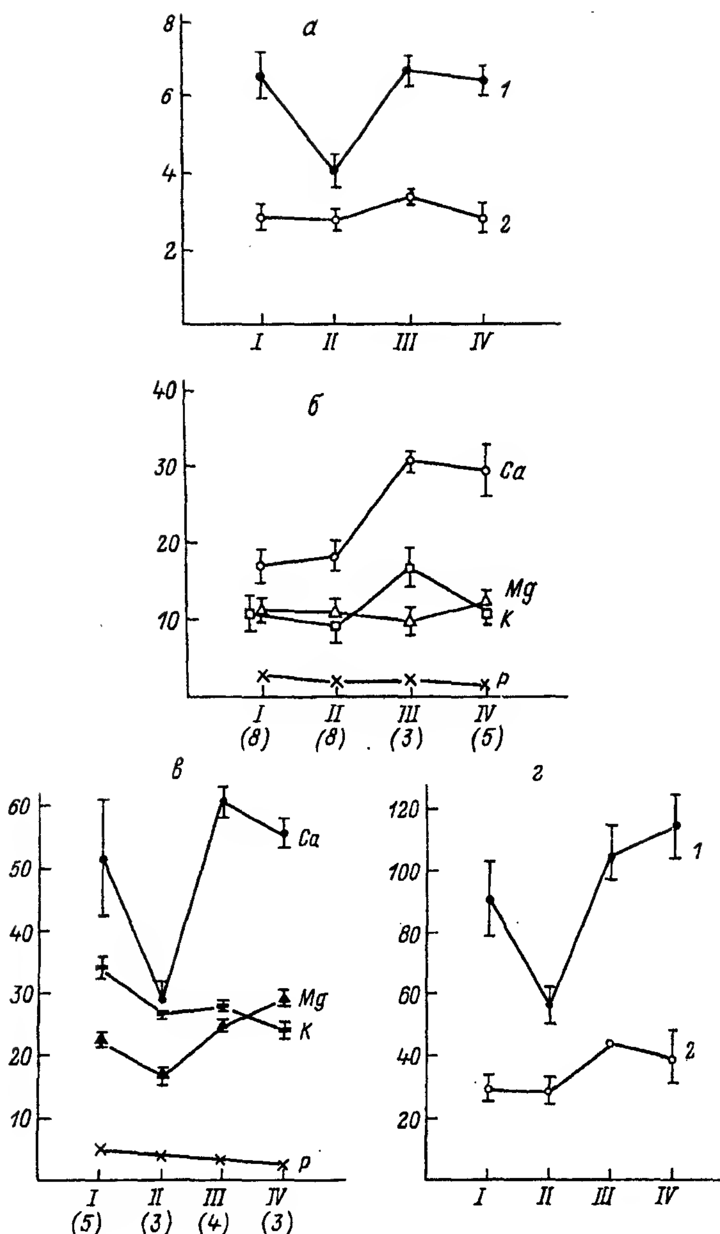
Примечание. Здесь и в табл. 3: стандартные отклонения для Ca, K, Mg, P не превышали 0.01 при P = 95%; для Fe, Mn, Zn, Cu они не превышали 0.05 при P = 95%.

речных отложениях грубого механического состава, в поймах рек. Собран на слабокислых почвах (экотопы I и II групп).

Вересковые на юго-востоке Чукотского п-ова, по наблюдениям В. Н. Разживина (1983), также не безразличны к условиям среды. На породах смешаниого состава, обогащенных Ca, а также на карбонатных субстратах, на среднеувлажненных и хорошо заснеженных в зимний период горных склонах распространены разнотравно-дриадово-кустарничковые тундры, где доминирует *Dryas ajanensis* subsp. *beringensis*, а содоминируют вересковые кустарнички *Rhododendron parvifolium* (III), *Arctous erythrocarpa* (III, IV). В понижениях на склонах сопок, где снег залеживается и сходит несколько позже, часто представлены кустарничково-кассиоповые тундры из *Cassiope tetragona* (I, IV). На выходах кислых горных пород чаще всего в таких местах образуются рододендроново-филлодоцевые тундры, где из вересковых доминируют *Rhododendron camtschaticum* (I, II), *Phyllodoce caerulea*. На кислых и основных породах часто вместе с *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *V. uliginosum* subsp. *microphyllum* нередки *Diapensia obovata*, *Empetrum subholarcticum*.

Несмотря на множество сведений об экологической амплитуде ивовых и вересковых, данных об их минеральном составе для Чукотки почти нет. На рисунке представлены полученные нами данные — средние для групп экотопов содержания основных макроэлементов в листьях ивовых и вересковых, а также зольность и щелочность золы. Для наглядности сопоставления содержание катионов (Ca, K, Mg) и анионов (P и щелочность золы) выражено в мг-экв. на 100 г сухой массы листьев. В табл. 2 и 3 содержания макроэлементов представлены в % на 1 г сухого веса, а микроэлементы — в мг/кг, как это принято при анализе валового элементного состава растений.

В задачу нашей работы входило выяснение влияния основности субстрата на



Зольность листьев и содержание катионов и анионов у растений семейств *Salicaceae* и *Ericaceae* на различных субстратах.

а — зольность листьев у видов *Salicaceae* (*1*) и *Ericaceae* (*2*); *б* — содержание Ca, Mg, K, P в листьях *Ericaceae*; *в* — содержание Ca, Mg, K, P в листьях *Salicaceae* (цифры в скобках — число исследованных видов); *г* — щелочность золы в листьях *Salicaceae* (*1*) и *Ericaceae* (*2*). По осям абсцисс — группы экотопов; по осям ординат: *а* — зольность,%; *б*—*г* — мг-экв./100 г сухой массы листьев.

накопление растениями элементов питания, а поскольку ионы Ca играют важную роль в регуляции баланса элементов, поступающих в растения, то основное внимание в статье будет уделено взаимоотношениям Ca с другими элементами.

В целом представители обоих семейств существенно различаются по величине зольности (см. рисунок, *а*). Вересковым свойственна очень низкая зольность: даже у

ТАБЛИЦА 3

Содержание химических элементов и щелочность золы в листьях растений сем. *Ericaceae*

Виды	Группа экотопов	Щелочность золы, мг-экв./100 г	Зольность	Ca	Mg	K	P	Fe	Mn	Zn	Cu
			%/г сухого веса					мг/кг сухого веса			
Ledum palustre subsp. *decumbens*	I	—	1.80	0.40	0.09	0.22	0.11	64.7	357.0	39.3	7.2
	II	26.8	2.12	0.54	0.11	0.36	0.10	28.6	68.9	—	2.9
Rhododendron parvifolium	III	—	3.32	0.81	0.16	0.58	0.14	50.0	31.5	25.7	9.0
R. camtschaticum	I	37.2	4.05	0.44	0.25	1.05	0.22	101.0	63.1	21.9	9.3
	II	34.5	3.53	0.55	0.20	0.72	0.13	54.0	90.0	22.0	10.8
Loiseleuria procumbens	II	—	3.08	0.53	0.11	0.13	0.06	377.0	363.0	21.8	6.4
	II	17.9	2.19	0.44	0.07	0.15	0.04	100.0	95.5	23.5	3.0
Phyllodoce caerulea	II	27.7	2.39	0.47	0.13	0.36	0.08	103.0	69.2	20.8	4.8
	IV	23.6	2.06	0.40	0.11	0.30	0.07	44.3	66.0	18.5	5.2
Cassiope tetragona	I	36.7	2.88	0.58	0.07	0.24	0.10	232.0	79.5	18.9	4.9
	IV	36.4	3.00	0.74	0.07	0.21	0.09	192.0	44.8	18.8	5.5
Andromeda polifolia	III	—	3.26	0.81	0.10	0.44	0.10	44.1	64.6	36.8	6.7
	IV	61.3	3.76	0.95	0.21	0.38	0.08	110.0	82.6	34.8	7.0
Arctous alpina	I	—	2.94	0.43	0.14	0.81	0.29	50.8	54.0	78.0	1.1
A. erythrocarpa	III	45.4	3.76	0.65	0.13	1.00	0.13	28.2	13.7	64.4	3.7
	IV	55.8	3.77	0.86	0.11	0.90	0.13	65.0	21.4	81.5	4.8
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*	I	23.4	3.43	0.38	0.19	0.43	0.17	—	110.0	31.2	5.4
	II	25.0	2.58	0.41	0.15	0.35	0.15	77.7	82.4	33.7	7.0
	IV	36.6	2.30	0.52	0.17	0.18	0.07	39.2	84.6	40.8	5.6
V. vitis-idaea subsp. *minus*	I	26.9	2.63	0.45	0.12	0.31	0.08	49.5	118.0	25.6	2.5
	I	22.6	2.82	0.41	0.11	0.34	0.13	92.8	113.0	30.9	4.5
	II	25.0	2.49	0.47	0.09	0.35	0.08	—	77.8	31.2	4.0

растений на нейтральных почвах III экотопа, в наиболее благоприятных условиях минерального питания, она составляет в среднем 3.4 %. У ивовых зольность в 1.5—2 раза выше во всех группах экотопов. Межвидовые различия зольности на одном и том же типе почв могут быть очень велики: от 4.1 % у *Salix phlebophylla* до 7.3 % у *S. reticulata* в одной и той же группе экотопов I (табл. 2). У вересковых размах колебаний менее значителен: от 1.8 % у *Ledum decumbens* до 3.4 % у *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* на кислых почвах I группы (табл. 3). Следует отметить однонаправленность изменений зольности по экотопам: у ивовых и в меньшей степени у вересковых зольность листьев снижается от I группы экотопов ко II, повышена в III группе и снова снижается у видов на известняках IV группы. Вероятно, это объясняется высокой степенью зависимости зольности листьев от содержания в них Ca. Коэффициент корреляции между уровнем Ca в листьях ивовых и их зольностью достигает 0.90. У вересковых корреляция высока на известняках: $r = 0.97$. У ивовых зольность листьев связана также с уровнем Mg в них: $r = 0.60$ для всей совокупности данных по семейству; достоверная корреляция между уровнем K и зольностью найдена для кислых и основных пород ($r = 0.58$ у растений в I группе экотопов и 0.90 во II группе). У вересковых на кислых и основных породах на зольность листьев заметно влияние Mg ($r = 0.82$ и 0.42 соответственно), на известняках — влияние K: $r = 0.72$. Между содержанием фосфора и зольностью листьев связи практически нет.

Вересковые накапливают в 2—3 раза меньшие количества Ca, K и Mg по сравнению с ивовыми на одних и тех же почвах (см. рисунок, *б* и *в*). Содержание P

у вересковых в 1.5—2 раза ниже, чем у ивовых, при этом у ивовых уровень P четко снижается по мере повышения pH почвы и обменных Ca и Mg (r = –0.41). У вересковых содержание P заметно снижено в IV группе экотопов, корреляция с уровнем Ca в почве несущественна (r = 0.24 в III группе и 0.23 в IV). Между почвенными Mg и P в листьях вересковых корреляция более заметна, особенно на кислых почвах: r = 0.44. У вересковых накопление P в листьях прямо коррелирует с доступным почвенным K: r = 0.76.

Накопление Ca в листьях ивовых положительно коррелирует с уровнем обменного Ca в почве: r = 0.38. Особенно заметна корреляция на известняках IV группы экотопов: r = 0.77. Калий ведет себя как антагонист кальция во всех экотопах. Чем выше уровень обменного Ca в почве, тем ниже уровень K в листьях, но корреляция для всей совокупности данных недостоверна: r = –0.15. Между уровнями Mg в растениях и почвах связь более сложная: на кислых и нейтральных почвах отмечена невысокая отрицательная корреляция (r = –0.35 и –0.19 для II и III групп экотопов). Для растений из I и IV групп экотопов корреляции практически нет, и, таким образом, нет оснований говорить о взаимосвязи Mg в листьях ивовых и почвенного обменного Mg.

У вересковых уровень Ca в листьях прямо связан с уровнем обменного Ca в почве: r = 0.32 для всего семейства; зависимость более заметна во II и III группах экотопов: r = 0.48 и 0.46 На этих же почвах заметна зависимость уровня Mg в листьях вересковых от уровня обменного Mg: r = 0.56 и 0.70. Нет корреляции между уровнями K в листьях и доступным K в почвах.

Баланс ионов в листьях вересковых, и особенно ивовых, поддерживается в значительной степени за счет усиленного накопления ими органических кислот, о котором судят по величине щелочности золы (см. рисунок, *г*). У представителей обоих семейств щелочность золы возрастает от II группы экотопов к IV, т. е. в соответствии с повышением pH почвы и уровня обменных катионов. При этом у ивовых органические кислоты составляют более 50 % от всей суммы определявшихся ионов, у вересковых — 41 %. У вересковых четко возрастает доля Ca, достигая на известковых почвах IV группы экотопов 35.3 % от суммы ионов. Ивовые по II группе экотопов наиболее обеднены Ca и органическими кислотами, но здесь наиболее высоки уровни K и P, уровень Mg выше, чем у растений I группы экотопов. При низких содержаниях органических кислот ионный баланс может установиться за счет повышения доли неорганических анионов, главным образом фосфат-иона.

Прямая корреляция между насыщенностью почв основаниями и уровнем органических кислот в растениях была показана в работе Ильинской (1971). Накопление органических кислот, т. е. способность растений поддерживать стабильность pH клеточного сока благодаря связыванию избыточных количеств Ca и других минеральных катионов, в высокой степени зависит от уровней Ca и Mg в среде. В нашем случае это особенно заметно у ивовых: коэффициент корреляции достигал 0.95 для зависимости от Ca и 0.58 для Mg. У вересковых r = 0.78 для Ca и 0.23 для Mg. Интересно, что по отношению к K поведение видов из разных семейств совершенно различно: у вересковых зависимость щелочности золы от уровня K выражена коэффициентом 0.48, а у ивовых — всего 0.07. Возможно, это отражает в определенной степени ацидофильность вересковых, склонность к поселению на кислых почвах, содержащих обычно более высокие уровни доступного K, чем известковые.

Повышение уровня органических кислот является одним из путей приспособления растений к повышенным содержаниям элементов в почве, в данном случае к избытку Ca. У ивовых в этом плане особенно выделяются представители разных жизненных форм — *Salix reticulata* и *S. lanata* (табл. 2). Эти амфитолерантные виды отличаются и существенным преобладанием Ca над K и Mg. И наоборот, *S. pulchra*, произрастающий на кислых, бедных почвах, накапливает намного меньше органических кислот, но настолько же больше K по сравнению с Ca, более высокие уровни P, что вообще свойственно растениям на кислых почвах.

Амфитолерантные виды способны менять соотношение катионов и анионов при перемене субстрата. Самым ярким примером является поведение *S. polaris*: на кислых почвах этот вид накапливал в 2.2 раза больше P, в 1.7 раза больше K, но в 1.2 раза меньше Ca по сравнению с тем же на нейтральных почвах, но щелочность золы при этом не менялась и была выше средней для семейства. *S. phlebophylla* — пример менее заметных изменений уровней элементов в листьях при одинаковом уровне органических кислот у растений в экотопах разной основности (табл. 2). У вересковых одинаковую щелочность золы на кислых и известковых почвах показывает *Cassiope tetragona*, при этом уровень Ca у растений на известняках был в 1.3 раза выше, чем на гранитах, уровень K в листьях снижался незначительно (табл. 3). У другого амфитолерантного вида — *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* — уровень органических кислот в листьях прямо коррелировал как с уровнем Ca в листьях, так и с почвенным Ca и повышался в 1.5 раза у растений на известняках; при этом заметны также повышение уровня Ca и значительное снижение уровней K, P и Fe (табл. 3).

При изучении особенностей накопления элементов видами вересковых особенно важно учитывать влияние микоризы. Согласно сводке И. А. Селиванова (1980), абсолютно все виды вересковых обладают микоризой. Известна серия работ, посвященных влиянию микоризы на различные стороны обмена веществ у *Calluna vulgaris*, в частности на поглощение Ca (Leake, Read, 1989). Инфицированные микоризой растения выращивали на питательных растворах с различными солями Ca в возрастающих концентрациях — от 0 до 1000 мкг/л. Инфицированные растения имели бóльшую массу, усиленный рост корней и более высокую концентрацию Ca в побегах. Особенно благоприятной для роста оказалась физиологически нейтральная соль $CaCO_3$. По нашим данным, растущие на нейтральных и известковых почвах с высоким уровнем обменного кальция *Andromeda polifolia* и *Arctous erythrocarpa* имели сравнительно более высокую зольность и сумму катионов выше, чем у видов на кислых почвах (табл. 3). Возможно, меньшая чувствительность микоризных растений к высокому содержанию $CaCO_3$ является одной из причин поселения некоторых видов вересковых на известняках, в том числе и в районе пос. Янракыннот.

Ивовые и вересковые существенно различаются по уровням накопления микроэлементов. Ивовые накапливают от 70 до 269 мг/кг Zn, что в среднем в 5 раз превосходит уровни накопления его у вересковых (12—81 мг/кг). Почти все изученные виды ивовых являются сильными концентраторами Zn. Например, коэффициент биологического поглощения Zn у *S. polaris* достигает 40 на кислых почвах и 10 — на нейтральных.

Вересковые в среднем накапливают более высокие уровни Mn и Fe на кислых почвах I и II групп экотопов, что согласуется с известными закономерностями усиленного поглощения этих элементов, особенно Mn, в кислой среде. На известковых почвах IV группы экотопов заметно преимущественное поглощение Fe, что может объясняться слабой конкуренцией со стороны Mn на почвах с высоким pH.

Пределы колебаний уровней микроэлементов часто отражают значительную видовую специфичность внутри каждого семейства. Например, у вересковых во II группе экотопов уровни Fe меняются от 28 мг/кг у *Ledum decumbens* до 377 мг/кг у *Loiseleuria procumbens*. Значительные различия, обусловленные экологическими факторами, влияющими на доступность элемента, можно видеть на примере *Ledum decumbens*: на кислых почвах над гранитами в I группе экотопов этот вид накапливает 357 мг/кг Mn, а над основными породами во II группе экотопов — только 68 мг/кг. Следует заметить, что пределы колебаний почвенного Ca и pH в обоих экотопах достаточно широки (табл. 1), а Ca и Mn, по нашим данным, являются антагонистами в листьях вересковых ($r = -0.54$) и ивовых ($r = -0.44$).

Ca положительно коррелирует с Zn в листьях ивовых: для всей совокупности данных $r = 0.36$. У вересковых корреляция намного слабее: $r = 0.20$. Как уже отмечалось, ивовые активно поглощают Zn на всех типах почв. У вересковых более активное поглощение Zn заметно только на известковых почвах IV группы у

Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum* — 40.8 мг/кг по сравнению с 31.2 мг/кг в I группе экотопов и еще более заметно у *Andromeda polifolia* — 81.5 мг/кг.

Ивовые по сравнению с вересковыми накапливают больше Cu на кислых почвах I группы, но почти вдвое меньше на нейтральных почвах III группы. Между уровнями Ca и Cu практически нет связи, r не достигает и 0.1.

Не найдено существенных корреляций между уровнями микроэлементов в растениях и подвижными формами их в почве, переходящими в ацетатно-аммонийную вытяжку. Исключение составляют только Mn у вересковых во II группе экотопов (r = 0.51) и Zn в III группе (r = 0.53).

Сравнивая уровни накопления элементов (см. рисунок; табл. 2 и 3), мы видим, что и ивовым, и вересковым свойственно преимущественное накопление Ca в листьях растений по сравнению с другими элементами, в частности с K. В экологической физиологии принята классификация кальцефилов и кальцефобов по величине соотношений водорастворимых форм Ca и K в клетках листьев: кальцефобам свойственно отношение K/Ca > 1, кальцефилам — наоборот, т. е. у кальцефилов больше доля прочносвязанного Ca, у кальцефобов выше доля водорастворимого (Horak, Kinzel, 1971; Longin, Neirinx, 1977, и др.).

По данным J. de Bilde (1977), у вида *Silene nutans*, растущего на известковых и силикатных породах, можно различать эдафические экотипы: кальцефилы накапливают высокие уровни органических кислот в цитоплазме, кальцефобы — наоборот. Кальцефобы более устойчивы к возрастающим концентрациям алюминия, у кальцефилов вдвое снижен уровень кислой фосфатазы в корнях. J. Wacquant с соавт. (1981) предложили термин «физиологический тип» для 2 эдафических экотипов *Anagallis arvensis*, различающихся по уровням накопления Ca и K в ксилемном соке. Кальцефилы накапливали более высокие уровни Ca и меньшие K, кальцефобы — больше K и меньше Ca.

К сожалению, мы не можем прямо сопоставить наши данные с этими классификациями, так как опираемся только на результаты анализа золы. Если исходить из соотношений общих количеств Ca и K в золе листьев, то в целом для семейств ивовых и вересковых отношение Ca/K > 1, но оно меняется в зависимости от почвенных характеристик экотопа и видовых особенностей. Видоспецифичность является основным фактором, объясняющим причины приспособления растений к данным условиям. К такому выводу позволяет прийти сравнение поведения амфитолерантных видов в различных почвенно-геохимических условиях. Одни виды, например *Salix phlebophylla*, *Phyllodoce caerulea*, имеют близкие уровни накопления отдельных элементов и на кислых, бедных кальцием почвах, и на почвах, обогащенных Ca, и сохраняют соотношение основных катионов и анионов (табл. 2 и 3). Другие виды, такие как *Salix reticulata*, *S. polaris*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, могут существенно менять и уровни накопления элементов, и соотношения их. Так, у *V. uliginosum* subsp. *microphyllum* на кислых почвах II группы экотопов K в листьях составляет 21 % от суммы катионов, а на щелочных почвах IV группы — только 10 %. Соответственно меняется и доля Ca — от 49 % на кислых почвах до 58 % на щелочных.

Среди видов, растущих только на кислых почвах, мы обнаружили как отношение Ca/K > 1 и даже больше 3 (у *Loiseleuria procumbens*), так и обратное соотношение (у *Rhododendron camtschaticum*, *Arctous alpina*). В то же время *A. erythrocarpa*, предпочитающий селиться на обогащенных Ca почвах, имеет отношение Ca/K < 1; в семействе ивовых таким примером служит *Salix ovalifolia*, собранный на богатом Ca субстрате, но в целом вид галофильный (приморский), а не кальцефильный.

Считается, что элементный состав растений является генотипическим признаком, а соотношение элементов обеспечивает устойчивость растения как вида, поскольку оно более стабильно, чем сами уровни элементов. В этом смысле наиболее устойчивыми видами у вересковых могут считаться *Phyllodoce caerulea*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, а у ивовых — *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *S. phlebophylla*, практически не меняющие соотношения Ca и K при перемене субстрата. Возможно,

определенную роль в стабильности видов играют и соотношения Fe/Mn, которые могут считаться индикаторами благоприятности экологических условий (Бойченко и др., 1972; Удельнова и др., 1979): чем больше растение способно накопить Mn, тем активнее окислительно-восстановительные процессы, обеспечивающие гомеостаз организма. Величина этого соотношения является отражением величины окислительно-восстановительного потенциала, и повышение его за счет повышения уровня Mn в растении расширяет возможности участия металлов в биохимических реакциях растений. Примеры *Salix pulchra*, у которого отношение Fe/Mn = 0.3, и *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, Fe/Mn ≃ 0.4, можно рассматривать как адаптацию к низкому уровню Ca в почвах, на которых предпочитают селиться эти виды.

Полученные нами данные позволяют сделать следующее заключение. Семейство ивовых в целом характеризуется более высокими уровнями накопления макроэлементов по сравнению с вересковыми. Накопление Ca в листьях ивовых и вересковых прямо коррелирует с уровнем Ca в почве и связанной с ним кислотностью. Этим подтверждается важнейшая роль почвенного Ca в распределении и встречаемости видов.

У многих видов ивовых и некоторых вересковых, растущих на щелочных почвах, избыток поглощенного Ca в значительной степени уравновешивается усиленным образованием органических кислот.

Внутри каждого семейства существует большая видовая специфичность минерального состава. Амфитолерантные виды обладают большей селективностью поглощения элементов по сравнению с видами, приуроченными к породам определенных состава и основности. Одним из основных факторов, обусловливающих поселение видов ивовых или вересковых на известковых и силикатных породах, является их способность (или ее отсутствие) менять свойственное им соотношение катионов. С этим отчасти могут быть связаны размеры ареала вида.

Результаты анализа минерального состава видов подтверждают наблюдения о склонности ив к евтрофным местообитаниям и олиготрофности или неприхотливости вересковых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И., Юрцев Б. А. Растительность и минеральный состав почв на карбонатных и силикатиых породах (юго-восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 117—127.

Бойченко Е. А., Саенко Г. Н., Удельнова Т. М. Изменение соотношений металлов в эволюции растений в биосфере // Очерки современой геохимии и аналитической химии. М., 1972. С. 454—459.

Ильинская Н. Л. Влияние условий минерального питания на накопление органических кислот в растениях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 24 с.

Кожевников Ю. П. Кальцефилия растений на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 154—163.

Петровский В. В. Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 3. С. 332—343.

Разживин В. Н. Нивальная растительность Чукотской тундры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 22 с.

Разживин В. Н. Влияние реакции почвы на распределение растений в нивальных сообществах на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1088—1097.

Секретарева Н. А. Сообщества кустарниковых ив востока Чукотского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с.

Селиванов И. А. Микоризы и систематическое положение растения-хозяина // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 3—13.

Скворцов А. К. Сем. XXI. — *Salicaceae* // Арктическая флора СССР. М.—Л., 1966. Т. 5. С. 7—118.

Сохадзе Е. В. Ботанико-географический очерк известняковых гор Западной Грузии. Тбилиси, 1968. 140 с.

Удельнова Т. М., Пушева М. А., Черногорова С. М., Бойченко Е. А. Соотношение полива-

лентных металлов в эволюции биогеохимических функций // Современные задачи и проблемы биогеохимии. М., 1979. С. 183—189. (Тр. Биогеохимической лаборатории. Т. 17).

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.—Л., 1966. 94 с. (Комаровские чтения. Т. 19).

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Об индикационном значении флористических комплексов на северо-востоке СССР // Теоретические вопросы фитоиндикации. Л., 1971. С. 15—31.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 9—23.

Bilde J. de. Effet de l'aluminium et du calcium sur l'activité phosphatasique acide des racines d'ecotypes calcicoles et silicoles de *Silene nutans* L. (Caryophyllacées) // Bull. soc. roy. bot. Belg. 1977. T. 110. N 1-2. P. 151—160.

Horak O., Kinzel H. Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen // Osterreich. Bot. Zeitschr. 1971. Bd 119. Hf. 4-5. S. 475—495.

Kinzel H. Die calcicolen und calcifugen, basiphilen und acidophilen Pflanzen // Pflanzenekologie und Mineralstoffwechsel. Stuttgart, 1982. S. 216—380.

Kinzel H. Influence of limestone, silicates and soil pH on vegetation // Encyclopedia of Plant Physiology. New Ser. 1983. Vol. 12c. P. 201—244.

Leake J. R., Read D. J. The biology of mycorrhiza in the *Ericaceae*. XV. The effect of mycorrhizal infection on calcium uptake by *Calluna vulgaris* (L.) Hull. // New Phytol. 1989. Vol. 113. N 4. P. 535—544.

Longin J., Neirinx L. Essai de typologie physiologique des plantes, basée sur leur métabolisme calcique foliaire // Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 1977. T. 110. N 1-2. P. 228—238.

Wacquant J. P., Hochepot M., Valdeyron G. Variation dans la composition cationique des sèves xylémiques d'*Anagallis arvensis* L., provenant de deux sols, acide et calcaire, cultivee dans les mêmes conditions // Comp. Rend. Acad. Sci. 1981. T. 293. Ser. D. N 15. P. 813—816.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 II 1995

SUMMARY

The chemical element accumulation in the species of the *Salicaceae* and *Ericaceae* growing on acid, neutral and alkaline soils (acid or basic and limestone rocks) was studied. On the whole, both families are characterised by the preferencial Ca uptake in leaves in comparison with that of K and Mg. At the same time species growing on acid soils only (acidophytes) accumulate more K than Ca. Species confined to the carbonatic soils contain mainly Ca in their cation sum. The amphitolerant species are adapted to the different levels of soil available elements through an alteration of their cation composition towards the higher levels of Ca on carbonate or K on acid soils. There are species without the alteration of the levels and element ratio when growing on different soils. Thus, the level of elements in plants doesn't always correlate with the level of elements available in the soil. The antagonism between the lavels of Ca—K, Ca—Mg, Fe—Mn in leaves was found. This phenomenon was recorded on the soils with different pH and different levels of available Ca. The organic acids binding the surplus of uptaken Ca play a significant role in the maintenance of the intracellular ion balance in the *Salicaceae* growing on the carbonatic soils. The role of P increases on acid soils.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26

© I. V. Makarova

AN ELECTRON MICROSCOPE STUDY OF SOME *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) SPECIES

И. В. МАКАРОВА. ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Four planctonic diatom species of *Chaetoceros* were studied by scanning electron microscopy (SEM). Samples were taken from the Japanese Sea and the Atlantic Ocean. SEM observations revealed clear differences in the ultrastructural features of the valves and setae in all four species, which belong to four different sections of the genus. Study of the features of these species lead me to propose that the taxonomy of the genus *Chaetoceros* must be based on the fine structure of the setae and their shape, size and direction. In the present study the most important morphological characteristics of these species are described.

The following features are regarded as classical for the differentiation of *Chaetoceros* species: type of chain formation; shape and dimensions of the cells; of the width, height and shape foramina (apertures); orientation, length and thickness of setae; and number of chloroplasts. Morphological study of different species of this genus has been carried out with TEM and SEM (Desikachary, Bahadur, 1954; Helmcke, Krieger, 1954; Okuno, 1956; Evensen, Hasle, 1975; Fryxell, 1978; Hargraves, 1979; Fryxell, Medlin, 1981; Takano, 1981, 1983a, b; Li, Volcani, 1985; Rines, Hargraves, 1986, 1990, 1993; Stockwell, Hargraves, 1986; Orlova, 1987, 1990; Hernández-Becerril, 1991a, b, c, 1992a, b, 1993a, b, et al.).

These investigations have revealed new and important characteristics useful for determination of the taxonomic relationship between various *Chaetoceros* species and also for species identification. These features are: the structure of external and internal surface of the valve and cingulum; the configuration and the fine structure of the setae; presence and shape of the labiate process and its position.

Materials and methods

Four species belonging to two subgenera and four sections of the genus *Chaetoceros* have been studied: *C. atlanticus* Cl. and *C. didymus* Ehr. from the Japanese Sea (Bay of Peter the Great and Bay of Amur); *C. lorenzianus* Grun. and *C. rostratus* Laud. from the Atlantic Ocean (Guinea shelf).

The valves were cleaned and examined with scanning electron microscope «JEOL» JSM 35C, operating at 24 to 35 kv. Terminology follows Anonymous (1975); R. Ross et al. (1979); J. Rines, P. Hargraves (1988).

Results

Two oceanic species from the subgenus *Phaeoceros* Gran, — *C. atlanticus* and *C. rostratus*, have cylindrical cells with numerous small chloroplasts, thick frustules and broad setae. Resting sporae are unknown.

Two neretic species from the subgenus *Hyalochaete* Gran, — *C. lorenzianus* and

C. didymus, have cells with usually one, two or several chloroplasts, thin frustules and thin setae which may be very thin and long. Resting sporae are usually present.

The most important characteristics

Chaetoceros atlanticus (section *Atlantica*). Valves elliptical, with a relatively long tubular central process (labiate process?) in the middle of each valve. This process may be straight or curved. Valve mantle high with small pores, which are also seen on the valve. Foramina large, hexagonal or elliptical. Setae long, round in cross section at the base, at some distance from the base they are become quadrangular, and pentagonal or hexagonal near the tip. Setae decorated with longitudinal and transverse rows of very small perforations and with small spines. (Plate I, *1—8*).

Chaetoceros rostratus (section *Borealia*). Valves broadly elliptical, generally convex. The central process and a very small spinule-like labiate process located near to it, consisting of on outer tube and a round inner opening, are situated in the middle of each valve. Valve mantle very high, with a distinct constriction at the suture. Foramina lanceolate, but divided half-way by central process. Setae long, straight, stiff, originating inside the valve margin, basal part inflated with distinct perforations, then they become slightly flattend and more distally four — sided in cross section. Setae have longitudinal ridges with lateral costae and very small transverse perforations in parallel rows and spirally-arranged spinules on the sides. (Plate II, *1—4*).

Chaetoceros lorenzianus (section *Dicladia*). Valves narrowly elliptical, slightly concave or nearly flat. Foramina rather wide, lanceolate to elliptical, sometimes round or hexagonal. Setae rather short, stiff, quadrangular in cross section, decorated with rows of large circular to elliptical perforations along the sides and with short spinules. Resting sporae have very distinctive shape. (Plate III, *1—6*).

Chaetoceros didymus (section *Protuberantia*). Valves elliptical, slightly concave, with a rounded hemispherical protuberance in the centre. Foramina broadly elliptical to hexagonal, variable in size. Setae rather long, rounded near the base and quadrangular or pentagonal near the tip, with small spinules on the sides. Resting spores have small spinules on unequally vaulted valves, and occur in pairs, held together by the basal plate, with elliptical foramen with strong central constriction, or without foramen and with usually short, rough, curved setae. (Plate IV, *1—7*).

Investigations by the TEM and SEM have given especially valuable information on the shape and fine structure of the setae and also position of the labiate process (Helmcke, Krieger, 1954; Okuno, 1956; Evensen, Hasle, 1975; Takano, 1983a, b; Li, Volcani, 1985; Rines, Hargraves, 1990; Hernández-Becerril, 1991a, b, c, 1992a, b, 1993a; Marino et al., 1991; Sanchez-Castillo et al., 1992; Hernández-Becerril et al., 1993). Since the setae are the main specific features of this genus and are distinctive in structure, much attention must be paid to their study. I think that the size, shape, direction and fine structure of the setae must be made the basis of the taxonomy of the genus *Chaetoceros*. Another important feature is the presence of the labiate process; its position and shape must be taken into account. Such investigations will help to solve complicated problems of the taxonomy of this genus and of origin of its species.

Acknowledgements

The author is thankful to Dr. T. J. Orlova, Institute of Marine Biology, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia, and L. V. Kusjmenko, Institute of Biology of Southern Seas, Academy of Sciences of Ukraine, Sevastopol, Ukraine, for providing the material used for the description of this paper, and N. V. Chentsova, L. A. Kartseva for excellent technical assistance at the SEM as well as photographic work.

LITERATURE CITED

Anonymous. Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. H. 53. P. 323—354.

Desikachary T. V., Bahadur K. Electron microscope studies of diatom wall structure. II. Genus *Chaetoceros* // J. Sci. a. Indust. Research. 1954. 13 B. P. 92—94.

Evensen D. L., Hasle G. R. The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) species as seen in the electron microscope // Nova Hedwigia. Beih. 1975. H. 53. P. 154—174.

Fryxell G. A. Chain-forming diatoms: three species of *Chaetoceraceae* // J. Phycol. 1978. Vol. 14. P. 62—71.

Fryxell G. A., Medlin L. K. Chain-forming diatoms: evidence of parallel evolution in *Chaetoceros* // Cryptogamie: Algologie. 1981. Vol. 2. P. 3—29.

Hargraves P. E. Studies on marine plankton diatoms. IV. Morphology of *Chaetoceros* resting spores // Nova Hedwigia. Beih. 1979. H. 64. P. 99—120.

Helmcke J. G., Krieger W. Diatomeen sehalen im elektronen-mikroskopischen Bild. Teil 2. Berlin—Wilmersdorf, 1954. Taf. 120—125.

Hernández-Becerril D. U. Note on the morphology of *Chaetoceros didymus* and *C. protuberans* with some consideration on their taxonomy // Diatom research. 1991a. Vol. 6. N 2. P. 289—297.

Hernández-Becerril D. U. The morphology and taxonomy of the planctonic diatom *Chaetoceros coarctatus* Lauder (*Bacillariophyceae*) // Diatom research. 1991b. Vol. 6. N 2. P. 281—287.

Hernández-Becerril D. U. Chaetoceros bermejensis sp. nov., a new planktonic diatom from the Gulf of California // Bot. Mar. 1991c. Vol. 34. P. 521—526.

Hernández-Becerril D. U. Observations on two closely related species *Chaetoceros tetrastichon* and *C. dadayi* (*Bacillariophyceae*) // Nord. J. Bot. 1992a. Vol. 12. P. 365—371.

Hernández-Becerril D. U. Two new species of the diatom genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) // Pl. Syst. Evol. 1992b. Vol. 181. P. 217—226.

Hernández-Becerril D. U. Note on the morphology of two planktonic diatoms: *Chaetoceros bacteriastroides* and *C. seychellarus*, with comments on their taxonomy and distribution // Bot. J. Linn. Soc. 1993a. Vol. 111. P. 117—128.

Hernández-Becerril D. U. Study of the morphology and distribution of two planktonic diatoms: *Chaetoceros paradoxus* and *Ch. filiferus* (*Bacillariophyceae*) // Crypt. Bot. 1993b. Vol. 3. P. 169—175.

Hernández-Becerril D. U., del *Castillo M. E. M., Lara Villa M. A.* Observations on *Chaetoceros buceros* (*Bacillariophyceae*), a rare tropical planktonic species collected from the Mexican Pacific // J. Phycol. 1993. Vol. 29. P. 811—818.

Li C. W., Volcani B. E. Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. IX. Sequential valve formation in a centric diatom, *Chaetoceros rostratum* // Protoplasma. 1985. Vol. 124. P. 30—41.

Marino D., Gluffre G., Montresor M., Zingone A. An electron microscope investigation on *Chaetoceros minimus* (Levander) comb. nov. and new observation on *Chaetoceros throndsenii* Marino, Montresor and Zingone comb. nov. // Diatom research. 1991. Vol. 6. N 2. P. 317—326.

Okuno H. Electron-microscopical study on fine structures of diatom frustules. XIV. Observation on the genus *Chaetoceros* // Bot. Mag. Tokyo. 1956. Vol. 69. N 814. P. 186—192.

Orlova T. J. On morphology of some *Chaetoceros* Ehr. species (*Bacillariophyta*) from Japan Sea // Notulae Syst. Sect. Cryptog. Inst. Bot. 1987. Vol. 24. P. 68—71 (in Russian).

Orlova T. J. Aperture formation in the diatom genus *Chaetoceros* // Proceed. 10 Intern. Diat. Symp. 1990. P. 111—116.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. Consideration of the taxonomy and biogeography of *Chaetoceros ceratosporus* Ostf. and *Chaetoceros rigidus* Ostf. // Proceed. 8th Diatom. Symp. 1986. P. 97—112.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. The *Chaetoceros* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U. S. A. // Bull. Phycol. 1988. Bd 79. S. 1—196.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. Morphology and taxonomy of *Chaetoceros compressus* Lauder var. *hirtisetus* var. nova, with preliminary consideration of closely related taxa // Diatom research. 1990. Vol. 5. N 1. P. 113—127.

Rines J. E. B., Hargraves P. E. An investigation of the morphology, taxonomy and life history of *Chaetoceros crucifer* Gran (*Bacillariophyceae*) // Nova Hedwigia. Beih.1993. H. 106. P. 169—183.

Ross R., Cox E. J., Karajeva N. I. et al. An emended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedwigia. Beih. 1979. H. 64. P. 513—533.

Sanchez-Castillo P. M., Ubierna Leon M. A., Round F. E. Estudio de *Chaetoceros wighamii* Brightwell: un taxon mal interpretado // Diatom research. 1992. Vol. 7. N 1. P. 127—136.

Stockwell D. A., Hargraves P. E. Morphological variability within resting spores of the marine diatom genus *Chaetoceros* Ehrenberg // Proceed. 8th Diatom Symp. 1986. P. 81—95.
Takano H. Synopsis of red-tide organisms. 1981. P. 61—90; 1983a. P. 121—150.
Takano H. New and rare diatom from Japanese marine waters. X. A new *Chaetoceros* common in estuaries // Bull. Tokai Region. Fish. Res. Lab. 1983b. N 110. P. 1—11.

V. L. Komarov Botanical Institute
of the Russian Academy of Sciences
St.-Petersburg

Received 3 VII 1995

РЕЗЮМЕ

Четыре планктонных вида рода *Chaetoceros* — *C. atlanticus* и *C. rostratus* из сборов Японского моря (заливы Амурский и Петра Великого), *C. lorenzianus* и *C. didymus* из Атлантического океана (шельф Гвинеи) — были изучены при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). При наблюдении в СЭМ выявлены четкие различия в ультраструктуре створок и щетинок этих видов, принадлежащих к 4 различным секциям этого рода. Полученные мною характеристики по морфологии изученных видов и анализ литературных данных по этому роду позволяют мне предложить для системы рода *Chaetoceros* принять во внимание тонкую структуру и форму щетинок как один из основных признаков, свойственных по сути только этому роду, а также их величину и направления. В статье описаны наиболее важные морфологические признаки этих видов.

УДК 582.263

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 1

© **В. М. Андреева, О. Я. Чаплыгина**

НЕПОДВИЖНЫЕ ЗЕЛЕНЫЕ МИКРОВОДОРОСЛИ В ПОЧВАХ РОССИИ И НЕКОТОРЫХ СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

V. M. ANDREEVA, O. Ya. CHAPLYGINA. NONMOTILE GREEN MICROALGAE IN SOILS OF RUSSIA AND SOME CONTIGUOUS TERRITORIES

Обобщены результаты многолетних исследований по выявлению родового и видового разнообразия неподвижных зеленых микроводорослей в почвах лесной, степной и саванноидной зон России, Украины и Туркмении, а также некоторых горных районов Таджикистана. Обнаружены 63 рода и 147 видов водорослей из порядков *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*, *Protosiphonales* и *Chaetophorales*. Новыми для всей указанной территории оказались 17 родов и 60 видов, а для России — 12 родов и 41 вид.

Одноклеточные, колониальные и некоторые нитчатые зеленые водоросли — обязательные компоненты любых почвенных фитоценозов. Однако специфика строения и размножения рассматриваемых водорослей при отсутствии современных пособий по их идентификации делает эту группу организмов одной из самых трудных при выявлении таксономического разнообразия. Поэтому во флористических исследованиях данные водоросли не всегда определяются в полном объеме. В то же время накоплены определенные сведения о связи видового состава водорослей с типами почв, растительными и климатическими зонами.

Для исследования таксономического разнообразия почвенных зеленых микроводорослей были изучены образцы почв из разных растительных зон: лесной (Ленинградская, Московская, Кировская области, Лазовский заповедник в Приморском крае и Украинское Полесье), степной (Оренбургская обл. и Прибайкалье) и саванноидной (Бадхызский заповедник в Туркмении), а также из разных растительных поясов в горах Таджикистана (Варзобское ущелье и частично Памир).

Почвенные пробы брались в наиболее типичных для каждого региона растительных ассоциациях.

В настоящей статье обобщены данные по таксономическому составу почвенных неподвижных зеленых микроводорослей, приводившиеся в отдельных публикациях по всем перечисленным выше регионам (Андреева, Сдобникова, 1975; Андреева и др., 1983; Андреева, Чаплыгина, 1989; Андреева и др., 1985, 1986; Чаплыгина, 1975, 1976, 1987, 1992).

В статью также включены неопубликованные данные собственных исследований и некоторые определенные нами материалы Кировского сельскохозяйственного института (г. Киров) по Московской (*Halochlorella rubescens*) и Кировской (*Palmellopsis* sp., *Chlorella reisiglii, C. saccharophila, C. vulgaris* f. *globosa, Gloeocystis polydermatica, Parietochloris alveolaris, Protosiphon botryoides*) областям.

При составлении сводного списка водорослей были учтены новейшие таксономические ревизии родов и видов, проведена корректировка некоторых ранних определений и сделаны изменения в названиях соответствующих таксонов. Старые названия родов и видов, под которыми водоросли приводились в предыдущих публикациях, даны в скобках к новым названиям. Все результаты суммированы в таблице.

Приведенный список насчитывает 63 рода и 147 видов. Они распределяются по порядкам следующим образом: *Tetrasporales* — 2 рода и 3 вида; *Chlorococcales* — 43 рода, 106 видов, 3 разновидности и 2 формы; *Chlorosarcinales* — 11 родов и 30 видов; *Ptorosiphonales* — 1 род и 1 вид; *Chaetophorales* — 6 родов и 7 видов. Сопоставление нашего списка с мировым, т. е. с общим количеством описанных почвенных и аэрофильных родов и видов, показало, что нами выявлено около половины известных родов и не менее трети видов.

Из общего количества приведенных в списке водорослей на долю России приходится 56 родов и 124 вида, которые относятся к порядкам: *Tetrasporales* — 2 рода и 2 вида; *Chlorococcales* — 36 родов и 88 видов; *Chlorosarcinales* — 11 родов и 27 видов; *Protosiphonales* — 1 род и 1 вид; *Chaetophorales* — 6 родов и 7 видов.

Новыми для всей охваченной территории оказались 17 родов и 60 видов, из них в России обнаружены 12 родов и 41 вид.

Из 5 указанных выше порядков во всех районах преобладают хлорококковые водоросли. Их максимальное число обнаружено в почвах лесных экосистем Ленинградской обл. (35 видов) и Украины (29 видов). Представители пор. *Chlorosarcinales* по родовому и видовому разнообразию уступают хлорококковым водорослям во всех охваченных сборами областях. Однако следует подчеркнуть увеличение видового разнообразия хлоросарциновых водорослей на открытых пространствах, что хорошо видно на примере Оренбуржья и некоторых районов Средней Азии.

Представитель пор. *Chaetophorales* — *Desmococcus vulgaris* — был встречен только на открытых пространствах, причем в Средней Азии он доминировал практически во всех пробах и был зафиксирован в самых засушливых местах. Порядки *Tetrasporales* и *Protosiphonales* представлены единичными находками и, вероятно, не играют существенной роли в жизни почв.

Необходимо пояснить, что столь большая разница в представительстве порядков отчасти обусловлена их спецификой — разными объемом и приуроченностью к тем или иным местообитаниям. Из всех 5 порядков преобладающий повсеместно пор. *Chlorococcales* — самая большая по числу родов и видов группа водорослей и самая разнообразная в отношении их местообитаний. Среди них есть водные, почвенные и аэрофильные организмы, симбионты и паразиты растений и животных. Небольшой по количеству родов и видов пор. *Chlorosarcinales* выделяется своей явной приуроченностью к почвенному и аэрофильному образу жизни. В этих особенностях и следует искать одну из причин доминирования обоих порядков.

Наличие в списке достаточно большого числа видов-гидрофилов преимущественно из пор. *Chlorococcales* (*Scenedesmus, Monoraphidium* и некоторых других) обусловлено взятием почвенных проб в местах с высокой влажностью, а также вблизи водоемов или по их берегам.

В настоящее время трудно с определенностью говорить о приуроченности видов к разным флористическим и климатическим зонам. В то же время очевидно, что есть

ТАБЛИЦА 1

Список почвенных зеленых микроводорослей различных растительных зон

Виды	Растительные зоны								
	I					II		III	IV
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Пор. *Tetrasporales*									
Sphaerellocystis stellata Ettl (*Asterococcus siderogloeus* (Pasch. et Jahoda) Novák.)	+								+
Palmellopsis muralis Bold et McEntee									+
Palmellopsis sp.			+						
Пор. *Chlorococcales*									
Actinochloris sphaerica Korsch. (*Radiosphaera sphaerica* (Korsch.) Fott)						+			
Ascochloris multinucleata Bold et McEntee									+
Auxenochlorella protothecoides (Krüger) Kalina et Punč. (*Chlorella protothecoides* Krüger)	+								
Botryococcus braunii Kütz.						+			
Bracteacoccus aggregatus Tereg	+			+	+			+	+
B. giganteus Bisch. et Bold				+					
B. grandis Bisch. et Bold		+							
B. minor (Chod.) Petrová (*Muriella terrestris* Boye-Pet.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Characium acuminatum A. Br.				+	+				
C. obtusum A. Br.		+							
C. ovatum Reinh. f. *minus* Hollerb.		+							
C. pseudopyriforme Philipose (*C. pyriforme* Lund)		+							
C. simplicissimum Korsch.		+							
C. strictum A. Br.		+			+				
Chlamydopodium simplex (Korsch.) Ettl et Kom. (*Characium simplex* Korsch.)		+							
Chlorella kessleri Fott et Novák	+								
C. lobophora V. Andr.									+
C. mirabilis V. Andr.	+	+	+	+	+	+		+	+
C. reisiglii S. Watan.			+						
C. saccharophila (Krüger) Migula	+		+						
C. vulgaris Beijer. f. *vulgaris*	+	+	+	+	+	+	+	+	
C. vulgaris f. *globosa* V. Andr.			+						+
Chlorococcum acidum Archib. et Bold	+	+	+	+					+
C. diplobionticum Hernd.			+	+	+				
C. elkhartiense Archib. et Bold						+			
C. ellipsoideum Deason et Bold	+								+
C. hypnosporum Starr	+	+			+	+			
C. infusionum (Schrank) Menegh. (*C. chlorococcoides* (Korsch.) Philipose)	+						+		+
C. lacustre Archib. et Bold		+			+				
C. lobatum (Korsch.) Fritsch et John	+						+		
C. minutum Starr		+							+
C. oleofaciens Trainor et Bold					+	+			
C. oviforme Archib. et Bold	+		+						
C. perforatum Arce et Bold	+	+							
C. pinguideum Arce et Bold	+								
C. pleiopyrenigerum (L. Moewus) Ettl et Gärtner	+								
C. polymorphum Bisch. et Bold	+			+					

Виды	Растительные зоны								
	I					II		III	IV
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Chlorococcum pyrenoidosum Archib.			+						
C. salsugineum Archib. et Bold				+					
C. scabellum Deason et Bold	+			+					+
Chlorococcum sp.				+					
Chlorolobion lunulatum Hind.				+					+
C. obtusum Korsch.				+					
Choricystis chodatii (Jaag) Fott					+				
Coccomyxa confluens (Kütz.) Fott (*Coccomyxa dispar* Schmidle)		+							
Coelastrum microporum Näg.					+				
Coenocystis reniformis Korsch.		+							
Dictyococcus irregularis Boye-Pet.							+		
Fernandinella alpina Chod. var *alpina*	+								
F. alpina var. *semiglobosa* Fritsch et John				+					+
Gloeocystis polydermatica (Kütz.) Hind.			+						
Halochlorella rubescens Dang.		+							
Kentrosphaera bristolae G. M. Smith					+	+			
Macrochloris dissecta Korsch. (*Radiosphaera dissecta* (Korsch.) Fott)		+					+		
M. multinucleata (Reisigl) Ettl et Gartner (*Chlorozebra multinucleata* Reisigl)						+			+
Monoraphidium griffithii (Berk.) Kom.-Legn.					+				
M. irregulare (G. M. Smith) Kom.-Legn.						+			
M. minutum (Nag.) Kom.-Legn.					+				
Muriellopsis pyrenigera Reisigl						+			
Mychonastes homosphaera (Skuja) Kalina et Punč. (*Chlorella minutissima* Fott et Novák)	+	+	+	+				+	+
Myrmecia biatorellae Boye-Pet.					+				+
M. bisecta Reisigl	+	+	+	+	+			+	
M. incisa Reisigl			+						
Nautococcus pyriformis Korsch.						+			
Neochloris aquatica Starr		+							
N. cohaerens Groover et Bold	+								
N. texensis Archib.						+			
Neospongiococcum alabamense (Deason) Deason	+								
N. cohaerens Deason						+			
N. concentricum (Anders. et Nichols) Deason						+			
N. polymorphum (Anders. et Nichols) Deason						+			
N. proliferum Deason								+	+
N. punctatum (Arce et Bold) Deason					+				
N. saccatum Deason				+					
Neospongiococcum sp.									+
Oocystis solitaria Wittr.							+		
Palmella miniata Leibl.							+		
P. mucosa Kütz.	+								
Parietochloris alveolaris (Bold) Watanabe et Floyd (*Neochloris alveolaris* Bold)	+		+	+	+		+		+
P. bilobata (Vinatzer) Watanabe et Floyd (*Neochloris bilobata* Vinatzer)	+		+		+				+
P. pseudoalveolaris (Deason et Bold) Watanabe et Floyd (*Neochloris pseudoalveolaris* Deason et Bold)	+					+			
Planktosphaeria gelatinosa G. M. Smith	+								

Виды	Растительные зоны								
	I					II		III	IV
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Planktosphaeria maxima Bisch. et Bold					+				
Planktosphaerella terrestris Reisigl								+	
Pseudochlorococcum polymorphum Archib.								+	
Pseudochlorothecium spinifer (Printz) Korsch.					+				
Pseudococcomyxa simplex (Mainx) Fott (*Coccomyxa solorinae* Chod.)	+	+	+	+	+		+		+
Pseudodictyochloris dissecta Vinatzer						+			
Radiosphaera minuta Hernd.	+							+	+
R. negevensis Ocampo-Pauss et Friedm.	+			+					
Rhopalocystis cucumis Reisigl					+				
Scenedesmus acuminatus (Lagerh.) Chod.						+			
S. bernardii G. M. Smith				+					
S. denticulatus Lagerh.							+		
S. dispar (Bréb.) Rabenh. var. *costatogranulatus* Hortob.	+			+				+	
S. obliquus (Turp.) Kütz.				+	+				
S. quadricauda (Turp.) Bréb.	+					+			
S. serratus (Corda) Bohl.						+			
Scotiellopsis levicostata (Hollerb.) Punč. et Kalina	+				+				
S. rubescens Vinatzer				+					+
Scotiellopsis sp.									+
Sphaerocystis schroeteri Chod.	+				+	+			+
Spongiochloris excentrica Starr			+						
S. incrassata Chant. et Bold						+			
S. minor Chant. et Bold								+	+
S. typica Trainor et McEntee			+		+				
Teraëdron minimum (A. Br.) Hansg.				+	+				
Trebouxia corticola (Archib.) Gärtner (*Pseudotrebouxia corticola* Archib.)						+			
Пор. *Chlorosarcinales*									
Borodinella polytetras Mill.		+					+		
Borodinellopsis oleifera Schwarz	+		+		+			+	
B. texensis Dykstra				+	+				+
Chlorokybus atmophyticus Geitl.	+		+	+	+				
Chloroplana terricola Hollerb.		+					+		
Chlorosarcina rivularis Pankow						+			+
Chlorosarcinopsis aggregata Arce et Bold	+	+				+			
C. bastropiensis Groover et Bold	+								
C. dissociata Hernd.		+					+		
C. gelatinosa Chant. et Bold						+			
C. minor (Gern.) Hernd.	+	+			+	+	+		+
C. minuta Groover et Bold						+			
C. negevensis Friedm. et Ocampo-Pauss						+			
C. pseudominor Groover et Bold						+			
Chlorosarcinopsis sp.						+			
Desmotetra stigmatica (Deason) Deason et Floyd (*Chlorosarcinopsis stigmatica* Deason)				+					
Neochlorosarcina deficiens (Groover et Bold) S. Watan.			+						
Neochlorosarcina sp.								+	
Planophila communis S. Watan.						+			
P. laetevirens Gern.					+				

Виды	Растительные зоны								
	I					II		III	IV
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Spongiococcum tetrasprum Deason	+								
Tetracystis aggregata Brown et Bold	+					+			
T. aplanospora (Arce et Bold) Brown et Bold						+			+
T. elliptica Nakano	+			+					
T. excentrica Brown et Bold				+		+		+	+
T. isabilateralis Brown et Bold								+	+
T. intermedia (Deason et Bold) Brown et Bold	+		+		+	+			
T. pampae Brown et Bold						+			
T. texensis Brown et Bold			+		+	+			
Tetracystis sp. sp.						+	+		
Пор. *Protosiphonales*									
Protosiphon botryoides (Kütz.) Klebs			+						
Пор. *Chaetophorales*									
Iwanoffia terrestris (Iwanoff) Pasch.						+			
Desmococcus vulgaris Brand				+	+	+		+	+
Coleochaete orbicularis Pringsh.					+	+			
Gongrosira terricola Bristol						+			
Gongrosira sp. sp.						+	+		
Lochmiopsis sibirica Woronich. et Popova						+	+		
Protoderma viride Kütz.						+			

Примечание. Растительные зоны: I — леса, II — степи, III — саванноиды, IV — горы. Районы исследований: 1 — Ленинградская обл., 2 — Московская обл., 3 — Кировская обл., 4 — Приморский край, 5 — Украина, 6 — Оренбургская обл., 7 — Прибайкалье, 8 — Туркмения, 9 — Таджикистан.

широко распространенные виды, присутствующие практически во всех обследованных районах. В первую очередь к ним относятся *Bracteacoccus minor* и *Pseudococcomyxa simplex* (ранее нередко определяемые как *Muriella terrestris* и *Coccomyxa solorinae*), а также *Chlorella mirabilis*, *C. vulgaris*, *Mychonastes homosphaera* (=*Chlorella minutissima*) и *Parietochloris alveolaris* (=*Neochloris alveolaris*). Виды рода *Chlorococcum* разнообразнее всего представлены в лесной зоне, и прежде всего в лесах Ленинградской обл. (11 видов). Создается впечатление, что данный род предпочитает в меру освещенные и достаточно увлажненные места. Подобная закономерность отмечена для *Chlorella saccharophila* и некоторых видов из родов *Neochloris* и *Tetracystis*. Видовое разнообразие последнего сокращается в среднеазиатском регионе. Род *Neospongiococcum*, видимо, больше приспособлен к открытым местам с достаточным количеством влаги. Он хорошо представлен в пойменных лугах Оренбуржья, однако *N. proliferum* был встречен и в засушливых районах Средней Азии. Только на солончаках найдены *Neospongiococcum cohaerens* и *Chlorosarcinopsis gelatinosa*. А в дерново-подзолистой почве (посев рапса) Московской обл. обнаружен галофильный вид *Halochlorella rubescens*.

Несомненно, представленный в статье материал не является исчерпывающим ни для обследованных районов, ни для России, ни тем более для огромной территории бывшего Советского Союза в целом. При исследовании новых точек или крупных районов увеличится список зеленых почвенных микроводорослей, отражающий их родовое и видовое разнообразие, и соответственно будут выявлены более четкие закономерности их распределения по флористическим и климатическим областям.

Работа выполнена в рамках программы «Биологическое разнообразие». Проект 2.1.17.бр «Почвенные зеленые водоросли России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева В. М., Сдобникова Н. В. О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья // Нов. сист. низш. раст. 1975. Т. 12. С. 81—88.

Андреева В. М., Сдобникова Н. В., Чаплыгина О. Я. О почвенных водорослях Оренбургской области // Нов. сист. низш. раст. 1983. Т. 20. С. 3—10.

Андреева В. М., Чаплыгина О. Я., Стрелкова Л. А. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Украинского Полесья // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 3—20.

Андреева В. М., Чаплыгина О. Я., Стрелкова Л. А. Почвенные хлорококковые (*Chlorococcales*) и хлоросарциновые (*Chlorosarcinales*) водоросли Кировской области // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 3—13.

Андреева В. М., Чаплыгина О. Я. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Лазовского заповедника (Приморский край) // Нов. сист. низш. раст. 1989. Т. 26. С. 7—17.

Чаплыгина О. Я. Почвенные водоросли лесного злаково-разнотравного луга и влияние скашивания на их развитие и распространение // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 8. С. 874—881.

Чаплыгина О. Я. Почвенные водоросли сосновых и еловых лесов Московской области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 8. С. 1077—1088.

Чаплыгина О. Я. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Бадхыза (Туркмения) // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 81—92.

Чаплыгина О. Я. Почвенные неподвижные одноклеточные и колониальные зеленые водоросли (*Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*, *Chaetophorales*) Варзобского ущелья // Нов. сист. низш. раст. 1992. Т. 28. С. 47—55.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 VIII 1995

SUMMARY

The results of long-term investigations of the taxonomic diversity among the nonmotile green microalgae in soils of forest, steppe and semi-desert zones of Russia, Ukraina, Turkmenia and some regions of mountain vegetation of Tadzhikistan are summarized. 63 genera and 147 species of algae belonging to the orders *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*, *Protosiphonales* and *Chaetophorales* are found. 17 genera and 60 species were new for the territory investigated from which 12 genera and 41 species were new for Russia.

УДК 582.262.24

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 1

© А. Ф. Лукницкая

МАССОВОЕ РАЗВИТИЕ *COSMARIUM QUADRUM* VAR. *MINUS* (*CHLOROPHYTA, DESMIDIALES*) НА ПОБЕРЕЖЬЕ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

A. F. LUKNITSKAYA. MASS DEVELOPMENT OF *COSMARIUM QUADRUM* VAR. *MINUS* (*CHLOROPHYTA, DESMIDIALES*) ALONG THE COAST OF THE GULF OF FINLAND

Проведен критический анализ известных данных о десмидиевой водоросли *Cosmarium quadrum* var. *minus*, вызвавшей необычное «цветение» в Финском заливе Балтийского моря в районе г. Стрельна. Сделан вывод о том, что «цветение» объясняется чрезмерным опреснением залива в этой части.

В начале июня 1990 г. нами была взята проба воды на побережье Финского залива в районе г. Стрельна (проектируемый памятник природы) в зарослях тростника. В месте взятия материала температура воды составляла 22.0 °С. Визуально было

отмечено, что прибрежная зона залива в этом месте отличалась низкой прозрачностью, реакция среды, по-видимому, была близка к щелочной, так как в лежащем рядом черноольшатниковом болоте (местами с сильным запахом сероводорода) показатель pH был равен 7.0.

Просмотр всей пробы под бинокулярной лупой выявил массовое развитие, так называемое цветение, представителя рода *Cosmarium*. Это необычное явление для побережья Финского залива.

После тщательного анализа морфологических признаков водоросли (длина, ширина и толщина клетки, размеры перешейка, характеристика синуса и т. д.) был сделан вывод, что это *Cosmarium quadrum* Lund. var. *minus* Nordst. Впервые вид *C. quadrum* был описан P. Lundell (1871) (рис. 1, *1*), а его разновидность *C. quadrum* var. *minus* — двумя годами позже в работе O. Nordstedt (1873), где отмечено, что она имеет вдвое меньшие размеры, чем типовая разновидность (иллюстрации отсутствовали). Судя по литературным данным, для вегетативных клеток *C. quadrum* var. *quadrum* характерна почти квадратная форма (рис. 1, *2*—*6*). Следует отметить, что наличие зигоспоры у этого вида указывается только в монографии L. Gauthier-Lièvre (1931), там же дается ее описание (рис. 1, *7*).

В изученном материале, по моим наблюдениям, форма молодых полуклеток *C. quadrum* var. *minus* близка к полукруглой (рис. 2, *7*), в то время как более старые полуклетки имеют хорошо выраженные нижние углы (рис. 2, *1*—*4*), боковые стороны часто слегка расширяются кверху, иногда параллельны друг другу. Форма полуклеток различна — от явно почковидных до прямоугольно-округлых. На оболочке молодых полуклеток часто еще не образовались или слабо выражены гранулы. У взрослых вегетативных клеток гранулы на оболочке видны хорошо (рис. 2, *9*). Нередко встречались полуклетки неравной величины — молодая более округлая и меньших размеров (рис. 2, *7*). Сверху клетки эллиптические, иногда со слегка вздутыми боками (рис. 2, *6*). Сбоку полуклетки почти круглые (рис. 2, *5*). Часто встречались клетки на разных стадиях деления (рис. 2, *8*).

Этот вид неоднократно был встречен и в наше время на территории бывшего СССР (Косинская, 1953; Музафаров, 1958; Коган, Горбань, 1964; Голлербах, Красавина, 1971; Красавина, Цветкова, 1983; Гецен, 1985). Интересные данные по этому виду приводятся в монографии H. Croasdale, E. Flint (1988): отмечается, что это эврибионтный вид, встречающийся в прибрежном планктоне в мезотрофных водах с реакцией среды от 6.4 до 8.4, в основном в тропиках, реже в умеренных зонах, широко распространен.

На основании собранных литературных сведений по *C. quadrum* была сделана сводная таблица с учетом основных диагностических признаков этого вида (см. таблицу). Данные таблицы свидетельствуют о том, что описания формы клетки, ее синуса и верхушки, приводимые для типовой разновидности разными авторами, совпадают во всех перечисленных источниках. Некоторые различия можно отметить по размерным признакам клетки. Так, W. West, G. West (1912) и Г. М. Паламарь-Мордвинцева (1982) дают более расширенные границы для длины, ширины, толщины, а также перешейка клеток по сравнению с данными Lundell (1871), J. De Tony (1889) и W. Migula (1907). Несколько суженный диапазон размеров этих же признаков приводят Е. К. Косинская (1953), Ш. И. Коган, В. С. Горбань (1964), А. М. Музафаров (1958). Значительно расширенный ряд минимальных и максимальных размерных признаков вегетативных клеток, а также сведения о зигоспорах приводят H. Croasdale, E. Flint (1988). Что касается разновидности *minus*, то приводимые для нее в таблице размеры вегетативных клеток совпадают у всех цитируемых авторов, за исключением данных W. Migula (1907) и наших. Из графы «Распространение» видно, что этот вид широко распространен по земному шару, у нас в России и сопредельных регионах (арктические острова, Северо-Запад, Центр, Сибирь и Дальний Восток, Прибалтика, Украина, Средняя Азия). Обычно он встречается в озерах, болотах, прудах, низовьях рек, на рисовых полях. Поэтому побережье Финского залива, где он был встречен в изобилии, является для него необычным местонахождением, хотя и вполне оправданным.

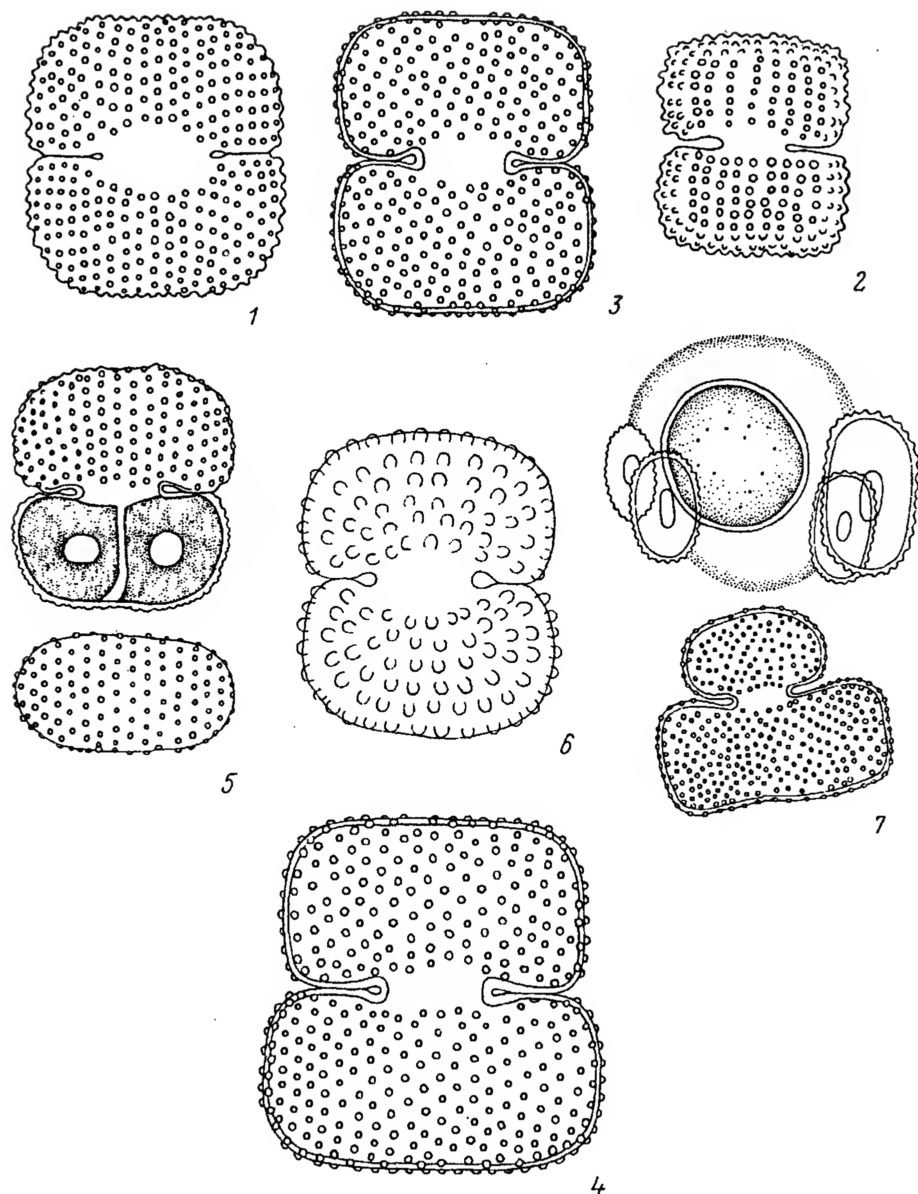


Рис. 1. *Cosmarium quadrum.*

Вегетативная клетка: *1* — по: Lundell, 1871; *2* — по: Migula, 1907; *3, 4* — по: West, West, 1912; *5* — по: Irénée-Marie, 1951; *6* — по: Паламарь-Мордвинцевой, 1982; *7* — по: Gauthiér-Lièvre, 1931 (вегетативная клетка с молодой полуклеткой и зигоспора).

Район Стрельны расположен в южной части Невской губы Финского залива. В северной и средней транзитной зонах залива комплекс водорослей на 80—90 % состоит из видов, доминирующих в Ладожском оз., в южной зоне залива их относительное значение ниже из-за развития хлорококковых водорослей (Невская..., 1987). Менее проточная южная зона отличается бо́льшими продуктивностью и видовым составом фитопланктона, который в некоторых участках обогащен видами, характерными для евтрофных вод (Невская..., 1987).

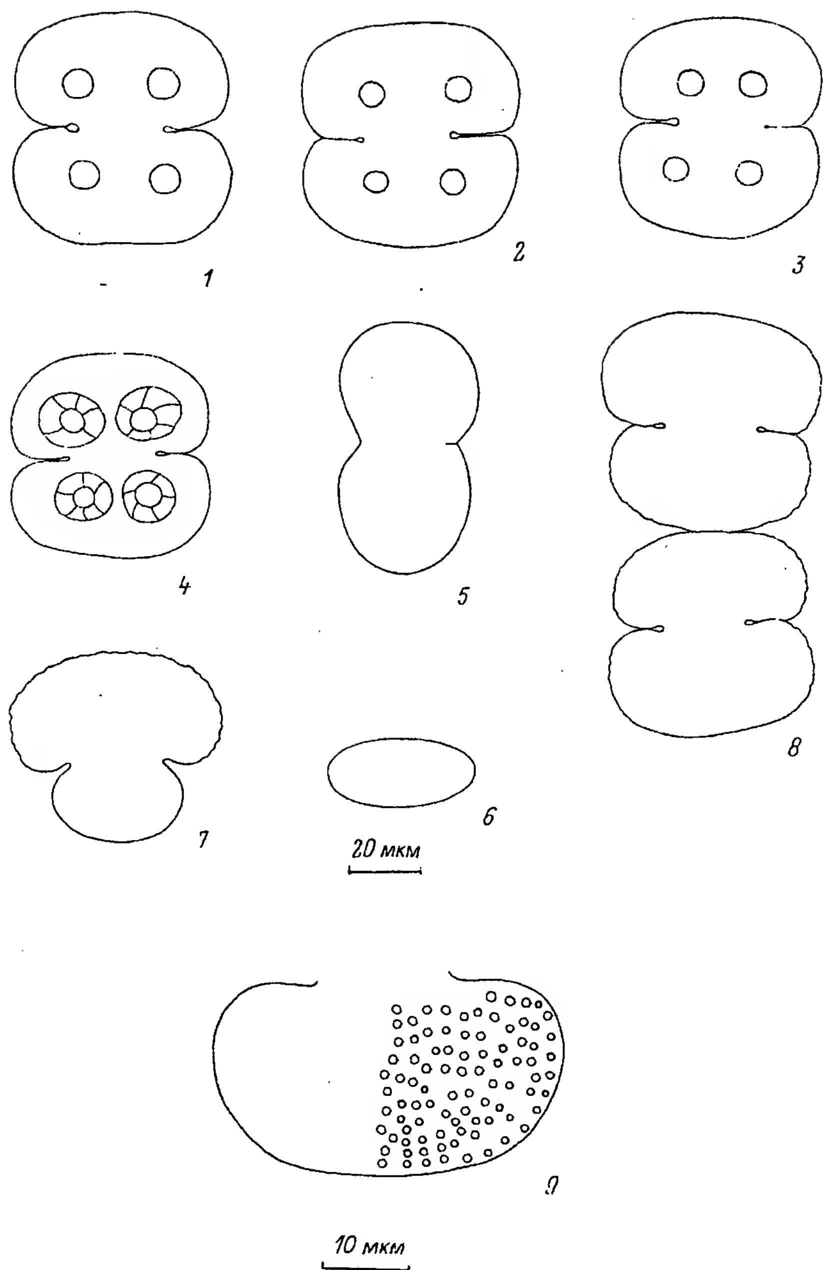


Рис. 2. *Cosmarium quadrum* var. *minus*.

Вегетативиая клетка (ориг.): *1—4* (*4* — видны пиреноиды с обкладкой); *5* — вид сбоку; *6* — внд сверху; *7* — молодая вегетативная клетка с вновь образовавшейся полуклеткой; *8* — взрослые вегетативные клеткп после деленпя; *9* — гранулы в оболочке.

Известно, что представители десмидиевых водорослей являются пресноводными организмами. Массовое развитие *C. quadrum* var. *minus*, вызвавшее «цветение» в прибрежной зоне Финского залива, свидетельствует о сильном опреснении залива в этом месте (район Стрельны). Кроме того, в этой части залив испытывает антропо-

Автор, год	Диагностические признаки вегетативной			
	форма	длина	ширина	перешеек
				var. *quadrum*
Lundell, 1871	Почти квадратная	73.0—78.0	70.0—72.0	29.0
De Tony, 1889	То же	73.0—78.0	70.0—72.0	29.0
Migula, 1907	»	73.0—78.0	70.0—72.0	29.0
West, West, 1912	Квадратного очертания	60.0—83.0	54.0—74.0	18.0—29.0
Косинская, 1953	—	64.8—69.6	60.0—64.8	24.0—25.5
Музафаров, 1958	—	72.0—76.0	60.0—67.0	16.8—22.0
Коган, Горбань, 1964	—	63.0—65.0	60.0—63.0	18.8—22.0
Паламарь-Мордвинцева, 1982	Квадратная	60.0—83.0	54.0—74.0	18.0—29.0
Croasdale and Flint, 1988	—	60.0—90.0	54.0—85.0	18.0—30.0
				var. *minus**
Nordstedt, 1873		38.0—50.0	38.0—48.0	—
De Tony, 1889		38.0—50.0	38.0—48.0	—
Migula, 1907		36.0—39.0	35.0—38.0	—
West, West, 1912		38.0—50.0	38.0—48.0	—
Паламарь-Мордвинцева, 1982		38.0—50.0	38.0—48.0	—
Наши данные (сборы 1990)	Почти квадратная	40.0—58.8	37.8—58.8	12.6—19.0

Примечание. «—» — данные отсутствуют. *Для var. *minus* приведены только размерные признаки,

генную нагрузку, которая, вероятно, может изменять реакцию среды, сдвигая ее в сторону щелочной. По-видимому, *C. quadrum* var. *minus*, вызвавший здесь «цветение» воды, можно рассматривать как показатель ее загрязнения. По данным P. Brandham (1965), «цветение» воды, вызываемое родом *Cosmarium*, наблюдали даже при pH 9.1.

Автор благодарит И. Г. Гай за подготовленные для печати рисунки.

клетки (размеры даны в мкм)			Зигоспоры	Распространение
толщина	синус	верхушка		
38.0—40.0	Узколинейный	Притупленная	—	Швеция
38.0—40.0	»	»	—	Великобритания, Норвегия, Швеция
38.0—40.0	Глубоко линейный	Слегка вытянутая	—	Германия, Австрия, Швейцария
27.0—40.0	Узколинейный	Слабо вогнутая	—	Франция, Германия, Австрия, Норвегия, Швеция, Финляндия, Польша, Северная Россия, Индия, Суматра, Цейлон, Африка, США
—	—	—	—	Озерко Белое, г. Валдай
—	—	—	—	Рисовые поля, Узген (Киргизия)
—	—	—	—	Пойменные озера, Мургаб (Туркмения)
27.0—40.0	Узколинейный	Слабо вогнутая или прямая	—	В озерах, болотах, прудах, низовьях рек, на рисовых полях. Арктические о-ва, Северо-Запад, Центр, Сибирь, Дальний Восток, Украина, Ср. Азия, Прибалтика
27.0—46.0	Глубоко линейный	Слегка вдавленная или прямая	Шаровидные с гладкой оболочкой, 44.0 мкм в диам. (данные Gauthiér-Lièvre, 1931)	Эврибионтный вид, от кислых до щелочных мезотрофных вод. В прибрежном планктоне. Широко распространен (от тропиков до Полярного круга)
18.0—23.0				
18.0—23.0				
19.0—20.0				
18.0—23.0				
18.0—23.0				
17.0—22.0	Узколинейный	Прямая	Не встречены	Финский залив, Невская губа в районе Стрельны, прибрежный планктон

остальные совпадают с типовой разновидностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 166 с.

Голлербах М. М., Красавина Л. К. Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. Л., 1971. 624 с.

Коган Ш. И., Горбань В. С. К флоре десмидиевых водорослей водоемов Туркменской ССР // Нов. сист. низш. раст. 1964. С. 19—30.

Косинская Е. К. Десмидиевые, мезотениевые и гонатозиговые водоросли окрестностей

г. Валдая (материалы к флоре водорослей СССР) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. 1953. Вып. 8. С. 5—43.

Красавина Л. К., Цветкова Н. Н. Водоросли. Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям 1961—1970». Л., 1983. 460 с.

Музафаров А. М. Флора водорослей горных водоемов Средней Азии. Ташкент, 1958. 379 с.

Невская губа: гидробиологические исследования / Под ред. Г. Г. Винберга, Б. Л. Гутельмахера. Л., 1987. 216 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1982. Вып. 11 (2). С. 1—620.

Brandham P. E. The occurrence of parthenospores and other haploid resistant spores in Desmids // Trans. Amcr. Microsc. Soc. 1965. Vol. 84. P. 478—484.

Croasdale H., Flint E. A. Flora of New Zealand // Freshwater algae, *Chlorophyta*, desmids: with ecological comments on their habitats. Vol. II. (*Actinotaenium, Cosmarium, Cosmocladium, Spinocosmarium, Xanthidium*). Christchurch, 1988. P. 1—147.

De Tony J. B. Sylloge Chlorophycearum omnium hucusque cognitarum. 1889. Vol. 1. Sect. 2. P. 533—1315.

Gauthiér-Lièvre L. Recherches sur la flore des eaux continentales de l'Afrique du Nord // Soc. Hist. Nat. de l'Afrique du Nord, Mem. HorsSerie. 1931. 299 p.

Irčnée-Marie Fr. Desmidiées de la règion de Québec // Nat. Canadien. 1951. Vol. 78. N 5. P. 88—127.

Lundell P. M. De Desmidiaceis quac in Suecia inventae sunt, observations criticac // Nova acta regiae societatis scientiarum upsaliensis. Ser. III. 1871. Vol. 8. N 2. P. 1—100.

Migula W. Kryptogamen Flora von Deutchland, Deutsch—Österreich und der Schweiz. Band II. Algen. I Teil. *Cyanophyceae*, *Diatomaceae*, *Chlorophyceae*. 1907. S. 1—918.

Nordstedt O. Bidrag till kannedomen om Sydligare Norges Desmidieer // Acta Universitatis lundensis. 1873. Vol. 9. S. 1—51.

West W., West G. S. A monograph of thc British *Desmidiaceae*. Vol. IV. London, 1912. 194 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VIII 1995

SUMMARY

The unusual water-bloom caused by the desmid alga *Cosmarium quadrum* var. *minus* grown along the coast of the Gulf of Finland, the Baltic Sea, at Strelna was observed. Available information about *Cosmarium quadrum* has been critically analysed. The water-bloom produced by this typically freshwater alga may be explained by strong water freshening in this part of the gulf by the Ncva river.

УДК 581.4:582.669

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 1

© Н. П. Старшова

ЧАСТИЧНАЯ АНДРОСТЕРИЛЬНОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CARYOPHYLLACEAE*

N. P. STARSHOVA. PARTIAL ANDROSTERILITY IN THE POPULATIONS OF SOME *CARYOPHYLLACEAE*

Частичная андростерильность заключается в наличии у обоеполых или мужских цветков одной или нескольких тычинок с редуцированными пыльниками, а также в снижении полноценности пыльцы в нормальных пыльниках. Приведены многолетние данные, характеризующие это явление у 6 видов из сем. *Caryophyllaceae* с разными типами половой дифференциации: гермафродитизм, гинодиэция в сочетании с гиномоноэцией и истинная двудомность. Определены приуроченность частичной андростерильности к половым типам растений, доля таких цветков и особей, линейные размеры частично андростерильных цветков и полноценность пыльцы. Установлено, что частичная андростерильность сочетается со всеми типами половой дифференциации популяций и характеризуется относительно постоянным и высоким

уровнем. Сделана попытка оценить это явление с точки зрения влияния иа репродуктивную биологию видов через изменение мужской функции цветка как донора пыльцы и увеличение степени полового полиморфизма.

Явление частичной андростерильности (ЧА) впервые отметил Ch. Darwin (1877) в связи с гинодиэцией (ГДЭ). Оно заключается в том, что в популяциях встречаются обоеполые особи с цветками на различных стадиях редукции андроцея. Дарвин такие цветки назвал переходными, т. е. считал их свидетельством эволюционного перехода к однополому цветку и далее — к ГДЭ и истинной двудомности. После Дарвина ЧА изучалась в различных аспектах: в связи с апомиксисом, цитоэмбриологией разных половых форм, механизмами определения и контроля пола, полиплоидией, цитоплазматической и ядерной мужской стерильностью. Большое место явление ЧА занимает при определении типов сексуализации и соотношения половых форм особей в ценопопуляциях. Традиционно считалось, что отбор по репродуктивным признакам в популяциях идет на успешное выполнение женской функции цветками и особями. В исследованиях по репродуктивной биологии в последнее десятилетие наметилось смещение интереса к отбору на успешное выполнение мужской функции (Klinkhamer, de Jong, 1993), поэтому явление ЧА приобретает особый интерес.

Сочетание ГДЭ и ЧА цветков довольно часто отмечается в литературе (Пономарев, Демьянова, 1975; Демьянова, Овеснова, 1976; Демьянова, Покатаева, 1977; Демьянова, 1978, 1981а, б, в, 1982; Демьянова, Пономарев, 1979; Демьянова, Надольская, 1982; Матюнина, 1986). Этот феномен оценивается как надежный аргумент в пользу эволюционного перехода от гермафродитизма к истинной двудомности через гиномоноэцию (ГМЭ) и ГДЭ. Вслед за Дарвином в этих работах используются понятия «переходные цветки» и «переходные особи», хотя и признается гетерогенность этого явления. Е. Н. Демьянова и А. Н. Пономарев в группу переходных включают цветки 4 типов: 1) с одной или несколькими редуцированными тычинками; 2) обоеполые без следов морфологической редукции, но с частичной стерильностью семязачатков или существенно сниженной фертильностью пыльцы; 3) с полной морфологической редукцией второго пола; 4) структурно обоеполые, но функционально однополые.

В перечисленных выше работах ЧА описана у гинодиэцичных видов ряда семейств, но особенно часто она отмечается у гвоздичных. Сделан вывод о том, что ЧА цветки свойственны только гермафродитным особям и сопутствуют ГДЭ; по размерам они занимают промежуточное положение, но ближе к обоеполым. При этом нормальные пыльники ЧА цветков несут пыльцу со сниженной полноценностью, а в редуцированных она полностью стерильна.

Задача нашего исследования — детальный количественный анализ распространения ЧА в популяциях 6 видов гвоздичных, уточнение статуса «переходных» цветков и попытка использовать полученные материалы для эволюционной, экологической и генетической оценки этого явления.

W. Gabelman (1956) выделяет 3 формы стерильности андроцея: 1) абортивность пыльцы; 2) деформация или отсутствие тычинок; 3) функциональная стерильность в результате отсутствия вскрывания пыльников (последнее нередко сочетается с частичной стерильностью пыльцы). В соответствии с этим мы вместо неопределенного понятия «переходные» используем более точное понятие «частично андростерильные» (вторая форма из перечисленных выше), считая таковыми только те, у которых в той или иной степени структурно проявляется мужская стерильность — имеется одна или несколько тычинок с укороченной тычиночной нитью и редуцированным пыльником. Частичная абортивность пыльцы проявляется в нормально развитых пыльниках, обнаруживается иными методами и поэтому анализируется нами отдельно.

Материал и методика

Поскольку в литературе как главный вывод приводится связь ЧА с половой дифференциацией и эволюцией пола, в качестве объектов исследования были

выбраны виды с разными типами сексуализации: мыльнянка лекарственная *Saponaria officinalis* L., дрема белая *Melandrium album* (Mill.) Garcke, гвоздика Андржеевского *Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz., гвоздика узкочашечная *D. stenocalyx* Juz., гвоздика волжская *D. volgicus* Juz., оберна хлопушка *Oberna behen* (L.) Ikonn. Названия видов приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1981).

Из числа исследуемых видов только *Melandrium album* является двулетником, а остальные — многолетники. Специфична жизненная форма у *Dianthus volgicus* — это стержнекорневой подушковидный полукустарник.

ЧА указана в литературе для *D. andrzejowskianus* (Пономарев, Демьянова, 1975) и *Oberna behen* (Глущенко, 1974). Популяционная генетика и биология последнего вида довольно хорошо изучены. Отмечены его полиморфность, полиплоидия и многопрограммный генотип (Aeschimann, 1983). Описаны половой полиморфизм цветков и его влияние на репродуктивную биологию вида в условиях Израиля (Dulberger, Horovitz, 1984). У двух популяций *O. behen* в Англии найдено несколько фенотипов стерильности (Charlesworth, 1989). Цифровых данных, характеризующих уровень ЧА у гвоздичных в структурном аспекте (редукция части тычинок), в литературе не имеется.

В соответствии с программой наших исследований мы прежде всего уточняли тип половой дифференциации у избранных видов, затем определяли половую структуру ценопопуляций (ЦП) для выявления приуроченности ЧА к определенным половым типам особей. Поэтому отдельно вели учет таких особей, цветков и их сочетаний с полноценными обоеполыми или однополыми.

Для определения доли ЧА цветков в ЦП мы использовали с некоторыми изменениями методику S. Sutherland (1986) и его понятие о флоральном соотношении. Sutherland понимает его как соотношение полов, а точнее, половых функций — мужской и женской. В отличие от этого автора мы называем флоральным соотношением соотношение в ЦП цветков разных половых типов, а показатель Sutherland — опылительным потенциалом, ибо он характеризует условия для выполнения мужской и женской функций при разных типах сексуализации в ЦП.

Чтобы получить представление о степени структурной редукции андроцея в отдельном цветке, подсчитывалось число редуцированных тычинок. Влияние редукции на параметры других элементов цветка устанавливали путем 10—25 измерений с последующей статистической обработкой. Дефектность пыльцы выявляли путем окрашивания ацетокармином. В этом плане исследовались полноценные мужские и обоеполые цветки и цветки той же сексуализации, но с проявлениями ЧА. У последних пыльцу брали из нормальных пыльников.

Материал собирали в течение 3—6 лет в природных ЦП Ульяновской обл. по методу ходовых линий. При выборе счетной единицы использовали классификацию биоморф по типу пространственной структуры (Смирнова и др., 1976). Таковыми были особи, подушки, клоны или партикулы. Обследовано по отдельным видам от 500 до 1500 счетных единиц. На модельных побегах просматривали все распустившиеся цветки и определяли их половое состояние.

Результаты исследования

При уточнении типа сексуализации подтвердилось указанное в литературе сочетание ГДЭ и ГМЭ для *Dianthus andrzejowskianus*, *D. stenocalyx* и *Oberna behen*. Такое же сочетание для *Dianthus volgicus* впервые установлено нами (Баранникова, Старшова, 1994). Отмеченная у *Saponaria officinalis* ГДЭ (Knuth, 1898) в наших ЦП не найдена (Крискович, Старшова, 1994) — это почти полностью гермафродитный вид. Возможно, мы имеем дело с различиями в характере сексуализации в пределах обширной географической популяции, или P. Knuth зарегистрировал в качестве женских особи мыльнянки с махровыми цветками. Истинная двудомность *Melandrium album* безусловна и давно доказана.

В литературе (Пономарев, Демьянова, 1975) приводится высокое содержание

ТАБЛИЦА 1

Проявление и уровень частичной андростерильности особей в популяциях у некоторых видов гвоздичных с разными типами сексуализации

Виды	Число особей разных половых типов и их сочетания с ЧА цветками, % от общей численности исследованных особей								Число особей с ЧА цветками (в % по отношению к ⚥+ГМЭ или к ♂)
	ГДЭ и двудомность				ГМЭ			всего особей с ЧА цветками	
	♀	⚥(♂)	⚥(♂), ЧА	⚥(♂) только с ЧА цветками	⚥, ♀	⚥, ♀, ЧА	♀, ЧА		
Saponaria officinalis	0.0	71.4	26.1	0.9	0.3	1.0	0.3	28.3	28.3
Dianthus andrzejowskianus	6.9	76.4	2.9	13.5	0.1	0.0	0.2	16.6	17.8
D. stenocalyx	7.8	70.9	15.0	1.3	1.5	1.7	1.8	19.8	21.5
D. volgicus	3.0	55.6	21.3	0.6	11.1	7.5	0.9	30.3	31.2
Oberna behen	52.4	32.0	7.7	4.2	0.9	0.7	2.1	14.7	30.9
Melandrium album	40.4	37.1	16.3	6.2	0.0	0.7	0.0	22.5	37.8

Примечание. В табл. 1 и 2: ⚥(♂) — гермафродитные особи у первых 5 видов в таблице и мужские — у последнего.

женских особей в ЦП у *Oberna behen* (61.1 %), *Melandrium album* (54.7 %) и *Dianthus andrzejowskianus* (30.0—46.3 %). В. Б. Волкович (1971) отмечает примерно равное соотношение мужских и женских особей у *Melandrium album*. О других видах сведений нет.

Как следует из табл. 1, в ЦП Ульяновской обл. *Oberna behen* имеет самое высокое содержание женских особей среди 4 гинодиэцичных видов — 52.4 %, а *Dianthus volgicus* характеризуется минимальной их долей — 3.0 %, но у него наиболее резко выражена ГМЭ (вместе с проявлениями ЧА она составляет 19.5 %). У мыльнянки не найдено женских растений, а ГМЭ очень незначительна (менее 2 %) и является скорее исключением, чем правилом, ибо за 5 лет обнаружена только 1 раз на 2 генеративных побегах. *Melandrium album* имел соотношение, сдвинутое в пользу мужских особей, доля женских составляла в среднем 40.4 %. Далее половую структуру ЦП мы рассматриваем только как фон для анализа проявлений ЧА.

ЧА оказалась свойственна всем изученным нами видам независимо от их типа сексуализации. ЧА цветки встречены не только на обоеполых особях при ГДЭ, но также при ГМЭ и у мужских особей дремы. При этом редукция андроцея не привела у последней к редкой встречаемости мужских особей, как это предполагал С. С. Хохлов (1970) для двудомных видов.

ЧА цветки образуют следующие сочетания с полноценными на побегах и особях: ⚥ и ЧА; ♀ и ЧА; ⚥, ♀ и ЧА; ♂ и ЧА; только ЧА (⚥ или ♂). Первое типично для почти гермафродитной мыльнянки и ГДЭ видов, второе и третье — для ГМЭ, ибо ЧА цветки остаются гермафродитными со сниженной мужской функцией. Четвертое сочетание характеризует истинно двудомный вид. Наличие на побеге или особи только ЧА цветков — довольно редкое явление, но оно отмечено у всех видов.

Общий уровень ЧА довольно высокий. В табл. 1 приводятся два показателя, суммирующие все проявления ЧА. Один отражает долю таких особей от общей численности ЦП, другой — только по отношению к тем, у которых ЧА возможна, т. е. за вычетом женских. Он наиболее объективен, так как доля женских особей в ЦП наших видов колеблется от 0 до 52 %. Вычисленный таким образом показатель ЧА дает более близкие цифры для всех видов. Можно предположить, что генетическая сущность ЧА сходна или этот показатель контролируется одинаковыми популяционными механизмами. Уровень ЧА не выявляет корреляции ни с типом сексуализации, ни с долей женских особей.

ТАБЛИЦА 2

Проявление частичной андростерильности во флоральном соотношении у некоторых гвоздичных

Виды	Всего исследовано цветков	Половые формы цветков, %				Флоральное соотношение ⚥(♂) : ЧА : ♀	Опылительный потенциал
		полноцветные ⚥(♂)	с проявлением ЧА ⚥(♂)	всего ⚥(♂) и ЧА	♀		
Saponaria officinolis	3258	86.4	12.8	99.2	0.8	112.6 :16.7 : 1	0.99
Dianthus andrzejowskianus	1943	78.8	14.3	93.1	6.9	11.4 : 2.1 : 1	0.93
D. stenocalyx	6626	82.4	7.7	90.1	9.9	8.3 : 0.8 : 1	0.90
D. volgicus	3927	85.4	7.5	92.9	7.1	12.0 : 1.1 : 1	0.93
Oberna behen	3472	39.1	6.4	45.5	54.5	0.7 : 0.1 : 1	0.46
Melandrium album	1316	45.2	14.3	59.5	40.5	1.1 : 0.4 : 1	1.46

Анализ флорального соотношения и опылительного потенциала позволяет определить половую тенденцию в ЦП: сдвиг половой функции в мужскую или женскую сторону и участие ЧА цветков в реализации этих функций, общую картину передачи информации по отцовской линии (Геодакян, 1965, 1977, 1978; Геодакян, Кособутский, 1967).

В табл. 2 приведены флоральные соотношения для всех видов на основе средних показателей за несколько лет. Участие цветков разных половых форм, в том числе и ЧА, в ней выражено в процентах, а само флоральное соотношение составлено по абсолютным цифрам. Пользуясь той же выборкой, вычисляли опылительные потенциалы.[1] Для *Dianthus stenocalyx* все показатели уточнены по сравнению с предыдущей работой (Баранникова, Старшова, 1994) на основе дополнительных материалов, полученных за последние 2 года.

Во флоральном соотношении более резко проявляется ЧА у *Melandrium album*. Гинодиэцичные виды, близкие к нему по доле ЧА особей (*Oberna behen* и *Dianthus volgicus*), существенно отстают по этому показателю, так как в пределах особи у них ЧА цветки встречаются в меньшем количестве. Сходны доли ЧА цветков у гинодиэцичного вида *D. andrzejowskianus* и почти гермафродитного *Saponaria officinalis*. Флоральное соотношение и опылительный потенциал в целом менее благоприятны у *Oberna behen*. При ГДЭ и ГМЭ пыльцевая продукция распределяется между гермафродитными и женскими цветками и особями, поэтому при увеличении числа последних опылительный потенциал падает. Самые высокие опылительный потенциал и, следовательно, сдвиг половой функции в мужскую сторону мы видим у дремы. У этого же вида наиболее значительное участие в реализации мужской функции принимают ЧА цветки.

Представление об уровне ЧА у исследованных видов было бы неполным без учета степени охвата процессом редукции морфоструктур отдельного цветка — андроцея и его тычинок. Число редуцированных тычинок в обоеполых и мужских цветках варьирует от 1 до 9, но чаще составляет 1—3. Это соответствует литературным данным для гинодиэцичных видов. Средние значения признака одинаковы у гермафродитной мыльнянки и двудомной дремы, но существенно отличаются друг от друга у всех видов с ГДЭ (табл. 3). Самый высокий показатель структурной редукции андроцея характерен для *Oberna behen*.

В литературе приводится достаточно много данных о полноценности пыльцы при

[1] Для *Melandrium album* опылительный потенциал вычисляется по формуле $x = \frac{n_{♂\ \text{цв.}} + n_{\text{ЧА цв.}}}{n_{♀\ \text{цв.}}}$, а для остальных — по формуле $x = \frac{n_{⚥\ \text{цв.}} + n_{\text{ЧА цв.}}}{n_{⚥\ \text{цв.}} + n_{\text{ЧА цв.}} + n_{♀\ \text{цв.}}}$.

ТАБЛИЦА 3

Число стерильных тычинок в обоеполых и мужских цветках у некоторых видов гвоздичных

Виды	Всего цветков с ЧА	Статистические показатели	
		$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	C_v, %
Saponaria officinalis	312	2.1±0.1	62.4
Dianthus andrzejowskianus	284	2.6±0.1	73.0
D. stenocalyx	501	3.2±0.1	73.4
D. volgicus	344	3.0±0.1	79.3
Oberna behen	151	3.9±0.2	69.3
Melandrium album	121	2.1±0.1	66.7

Примечание. $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$ — средняя арифметическая величина и ее ошибка; C_v, % — коэффициент вариации.

ГДЭ у обоеполых особей, где показано ее снижение (Хохлов, Зайцева, 1969; Демьянова, 1978, 1982). При этом обычно исследуется общий сбор цветков без учета ЧА. Е. И. Демьянова и Н. В. Покатаева (1977) провели дифференцированное определение полноценности пыльцы у *Dianthus acicularis* Fisch. и установили, что для обоеполых полноценных цветков она составляет 88—93 %, а для частично андростерильных — 13—93 % (в нормальных пыльниках). На наш взгляд, эти цифры показывают не достоверность различий, а только большое варьирование признака во втором случае. Трудности объективной оценки полноценности пыльцы связаны с тем, что при массовых сборах невозможно учесть возраст цветков и сделать достаточное количество препаратов для ЧА цветков.

Мы определили полноценность пыльцы для 3 видов (табл. 4) — 2 гинодиэцичных и 1 двудомного. Пыльца бралась из полноценных обоеполых и мужских цветков, и результаты сравнивались с таковыми для нормальных пыльников из ЧА цветков. В редуцированных пыльниках у всех наших видов пыльца мелкая, деформированная и полностью стерильная. Снижение полноценности пыльцы в нормальных пыльниках ЧА цветков нами достоверно показано только для *Melandrium album* и в 1992 г. — для *Dianthus stenocalyx*. Самый высокий уровень стерильности пыльцы наблюдался

ТАБЛИЦА 4

Полноценность пыльцы обоеполых и мужских цветков и цветков с проявлением частичной андростерильности у трех видов гвоздичных, %

Виды	Годы	Пол цветков	Число исследованных цветков	Статистические показатели		
				$\lim_x$	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	t
Dianthus andrzejowskianus	1987	⚥	10	73.0÷99.0	90.0±3.1	1.42
		ЧА	10	57.0÷97.0	83.0±3.9	
D. stenocalyx	1990	⚥	10	46.4÷97.9	83.0±6.6	0.59
		ЧА	10	55.6÷94.0	78.0±5.3	
	1992	⚥	25	67.4÷99.3	90.9±1.9	2.0
		ЧА	27	46.8÷99.3	83.6±3.3	
Melandrium album	1988	♂	22	64.0÷100.0	85.7±2.4	3.57
		ЧА	18	23.0÷95.0	67.8±4.4	

Примечание. В табл. 4 и 5: $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$ — средняя арифметическая величина и ее ошибка; $\lim_x$ — минимальное и максимальное значения признака; t — значение критерия Стьюдента.

ТАБЛИЦА 5

Число пыльцевых зерен на рыльцах обоеполых, женских и частично андростерильных цветков у *Dianthus andrzejowskianus* и *D. stenocalyx*

Виды	Годы	Пол цветков	Число исследованных цветков	lim_x	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	Сравниваемые формы цветков	Значение критерия Стьюдента
D. andrzejowskianus	1987	⚥	20	20÷123	55.0±6.2	⚥—♀	2.33
		ЧА	20	1÷70	23.0±3.4	⚥—ЧА	4.53
		♀	19	6÷50	20.8±13.3	♀—ЧА	0.16
D. stenocalyx	1992	⚥	25	2÷40	13.9±1.6	⚥—♀	1.87
		ЧА	13	3÷33	18.1±2.7	⚥—ЧА	1.31
		♀	24	1÷30	9.8±1.5	♀—ЧА	2.65

у мужских особей дремы. У всех видов пределы варьирования этого показателя для полноценных и частично андростерильных цветков перекрываются. Мы не касаемся процессов редукции тычинок и пыльцы с цитоэмбриологической стороны. Они детально описаны в литературе для разных половых типов цветков и довольно однотипны.

Чтобы проверить, не распространяется ли стерильность на гинецей в ЧА цветках, мы косвенно определили воспринимающую способность рылец по количеству удерживаемой пыльцы у 2 видов гвоздик (табл. 5). У обоих видов этот показатель достоверно выше для обоеполых цветков по сравнению с женскими. ЧА цветки по количеству пыльцы в расчете на одно рыльце превосходят женские, а по отношению к полноценным обоеполым цветкам результаты противоположные. Указанные различия можно толковать и в другом аспекте — как следствие разной результативности опыления цветков разных половых типов в ЦП.

В литературе вполне доказано уменьшение размеров женских цветков при ГДЭ и ГМЭ. О размерах ЧА цветков говорится, что они занимают промежуточное положение между обоеполыми и женскими, но ближе к последним. Из числа наших видов уменьшение размеров женских цветков показано для *Dianthus adnrzejowskianus* (Демьянова, 1981а). Цифровые данные для размеров ЧА цветков нигде не приводятся. Мы определяли линейные параметры цветков разных половых типов в сравнении с ЧА цветками для 3 видов (длину чашечки, лепестка и его частей, завязи, столбиков с рыльцами, нормальных и стерильных тычинок). Получение объективных данных для репродуктивных структур цветка затруднительно, ибо их размеры изменяются в

ТАБЛИЦА 6

Оценка достоверности различий между некоторыми параметрами цветков разных половых и частично андростерильных форм (критерий Стьюдента)

Виды	Сравниваемые формы цветков	Длина частей околоцветника			
		чашелистик	весь лепесток	пластинка лепестка	ноготок лепестка
Dianthus stenocalyx	⚥—♀	8.09	7.80	1.47	5.96
	⚥—ЧА	1.60	1.40	1.47	0.85
	♀—ЧА	4.20	2.70	1.90	2.57
Oberna behen	⚥—♀	3.16	5.76	3.39	4.60
	⚥—ЧА	2.62	3.56	0.61	4.35
	♀—ЧА	0.72	2.41	2.71	0.85
Melandrium album	♂—♀	8.00	8.82	0.39	12.85
	♂—ЧА	3.67	5.20	3.72	3.97
	♀—ЧА	9.90	12.92	3.65	12.29

ходе цветения, опыления и оплодотворения. Поэтому здесь (табл. 6) мы анализируем только линейные параметры околоцветников, не их абсолютные величины, а значения критерия Стьюдента для сравниваемых пар форм цветков, ибо абсолютные показатели очень громоздки.

Нашими исследованиями подтверждена достоверная разница между параметрами обоеполых и женских цветков при ГДЭ и ГМЭ. Уменьшение размеров ЧА цветков по сравнению с полноценными или мужскими также имеет место, но статистические закономерности этой редукции у отдельных видов разнотипны. У *Dianthus stenocalyx* размеры ЧА цветков несколько меньше по сравнению с полноценными обоеполыми, но достоверность этих различий не доказана. Однако у этого же вида ЧА цветки достоверно отличаются от женских по всем учитываемым параметрам, т. е. все-таки оказываются ближе к обоеполым. У *Oberna behen* другая тенденция в редукции околоцветника, сопровождающей ЧА: в большей степени ЧА цветки отличаются от обоеполых и в меньшей — от женских. По-видимому, они достаточно обособлены по своим параметрам от тех и других. У этого вида редукция околоцветника в связи с ЧА более значительна. Истинная двудомность *Melandrium album* сопровождается более крупными размерами женских цветков по сравнению с мужскими. У дремы достоверно определена следующая закономерность для линейных параметров цветков: ♀ > ♂ >ЧА. Поскольку здесь ЧА цветки достоверно отличаются от обоеполых и женских, можно предположить, что по какой-то причине эта закономерность закреплена стабилизирующим отбором.

Обсуждение результатов

Наличие высокой и довольно стабильной доли частично андростерильных цветков и особей у исследованных видов гвоздичных требует разносторонней оценки. Ряд конкретных фактов, полученных нами, позволяет высказать сомнение в наличии связи между ЧА и эволюцией пола у гвоздичных. Это, во-первых, сочетание ЧА с разными формами половой дифференциации в популяциях, в том числе и с истинной двудомностью. Во-вторых, довольно близкие доли ЧА особей у разных видов. В-третьих, нет тенденции к редукции целого круга тычинок или большего их числа. В-четвертых, отсутствует односторонняя направленность в уменьшении параметров цветков, сопровождающем явление ЧА. У гинодиэцичных видов такие цветки ближе к обоеполым или женским, а у двудомной дремы белой — достоверно отличаются от мужских и женских.

Мы не касаемся здесь специальных вопросов генетики пола, но факты говорят о том, что ЧА у гвоздичных следует придавать скорее генетическое, чем эволюционное значение. Нельзя строить единый эволюционный ряд для сексуальных типов растений, определяемых и контролируемых разными генетическими механизмами. Эволюция пола у покрытосеменных происходит на базе разнообразных мутаций (Кордюм, Глущенко, 1976). В их числе есть и те, которые ведут только к частичной стерильности одного из полов. Возможно, ЧА у гвоздичных не является эволюционным этапом на пути становления ГМЭ, ГДЭ и истинной двудомности, а только сопровождает половую дифференциацию, являясь побочным эффектом, своего рода «генетическим браком». Этот «брак» сохраняется в популяциях либо в силу его нейтральности, либо из-за некоторого генетического и селективного преимущества. Из цифровых данных можно видеть, что естественный отбор не стимулирует, а скорее сдерживает ЧА на определенном уровне в ЦП (2—3 стерильные тычинки в цветке и от 1 / 5 до 1 /3 особей). Значительная доля ЧА цветков во флоральном соотношении, возможно, влияет на выбор пыльцы при оплодотворении и на генетический характер потомства, тем самым усиливая эффект ГДЭ.

В литературе последнего десятилетия развиваются взгляды на соотношение мужской и женской функций обоеполого цветка и степень выраженности этих функций в популяциях обоеполых и раздельнополых растений (Bell, 1985; McKone, Tonkyn, 1986; Sun, Ganders, 1986; Campbell, 1989; Сидорский, 1991). Редукция числа

тычинок у цветков исследованных нами видов гвоздичных приводит к снижению их мужской функции по сравнению с полноценными обоеполыми и мужскими. Флоральное соотношение через долю ЧА цветков отражает в какой-то степени это снижение. Поскольку число стерильных тычинок варьирует от 1 до 9, можно говорить о половом состоянии цветка или фенотипическом проявлении половой специализации. В ЧА можно видеть подтверждение представлений о том, что у растений пол — явление не только и не столько качественное, сколько количественное (Кожин, 1941; Lloyd, 1972, 1980; Lloyd, Bawa, 1984; Robbins, Travis, 1986, и др.). Таким образом, не связывая ЧА с эволюцией пола у гвоздичных, нельзя вместе с тем отрицать, что она дополняет и усиливает генетическое разнообразие и половой полиморфизм.

Наконец, следует остановиться на статусе «переходных» цветков, понятии, которое вслед за Дарвином использует ряд авторов. Во-первых, оно некорректно, ибо сразу же предполагает эволюционную оценку этих явлений. Во-вторых, оно вносит путаницу, так как им нередко объединяют все случаи частичной структурной и функциональной стерильности, а также полную рудиментацию андроцея или гинецея. Такие цветки должны быть классифицированы более четко и дробно в зависимости от типа и степени их структурной и функциональной стерильности, а также уровня изучения (популяционный, организменный, цитоэмбриологический, генетический). Соответствующая выполнению этой задачи терминология требует специального обсуждения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранникова Н. Н., Старшова Н. П. О возможном влиянии жизненной формы на характер сексуализации у некоторых гвоздик // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 131—132.

Волкович В. Б. К половому диморфизму дремы белой // Сообщ. Кабард.-Балкарск. отд. ВБО. Нальчик, 1971. Вып. 1. С. 298—303.

Геодакян В. А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Проблемы передачи информации. 1965. Т. 1. № 1. С. 105—112.

Геодакян В. А. Количество пыльцы как регулятор эволюционной пластичности перекрестноопыляющихся растений // ДАН СССР. 1977. Т. 234. Вып. 6. С. 1460—1463.

Геодакян В. А. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 5. С. 743—753.

Геодакян В. А., Кособутский В. И. Регуляция соотношения полов механизмом обратной связи // ДАН СССР. 1967. Т. 137. Вып. 4. С. 938—941.

Глущенко Г. И. Цитоембріологічне дослідження смілки широколистої (*Silene latifolia* (Mill.) Rendle et Britt.) у зв'язку з питаннями стерильності // Укр. бот. журн. 1974. Т. 31. № 2. С. 155—159.

Демьянова Е. И. К антэкологическому и цитоэмбриологическому изучению гинодиэции у *Dianthus versicolor* Fisch. // Экология опыления. Пермь, 1978. С. 38—50.

Демьянова Е. И. К изучению гинодиэции в роде *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1981а. Т. 66. № 1. С. 65—74.

Демьянова Е. И. Морфология и размеры цветков разных половых форм у гинодиэцичных растений // Экология опыления растений. Пермь, 1981б. С. 3—20.

Демьянова Е. И. К изучению гинодиэции в роде *Stellaria* L. // Там же. 1981в. С. 28—41.

Демьянова Е. И. Фертильность пыльцы у гинодиэцичных растений лесостепного Зауралья // Экология опыления растений. Пермь, 1982. С. 93—106.

Демьянова Е. И., Надольская Е. И. К изучению полового полиморфизма растений целинной степи заповедника Аскания-Нова // Там же. 1982. С. 70—79.

Демьянова Е. И., Овеснова Е. П. Гинодиэция у *Salvia stepposa* // Экология опыления. Пермь, 1976. С. 99—105.

Демьянова Е. И., Покатаева Н. В. Некоторые данные о гинодиэции у *Dianthus acicularis* Fisch. (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1469—1479.

Демьянова Е. И., Пономарев А. Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1017—1024.

Кожин А. Е. Вопросы выражения пола и многообразие сексуальных типов у цветковых растений // Журн. общ. биол. 1941. Т. 2. № 3. С. 355—374.

Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев, 1976. 199 с.

Крискович И. В., Старшова Н. П. Анализ разных типов половой дифференциации на примере сорных гвоздичных // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 138—139.

Матюнина Т. Е. Полиморфизм цветков и эволюция пола у некоторых представителей семейства гвоздичных // Современные проблемы филогении растений. М., 1986. С. 56—57.

Пономарев А. Н., Демьянова Е. И. К изучению гинодиэции у растений // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 3—15.

Сидорский А. Г. Эволюция половой организации цветковых растений. Н. Новгород, 1991. 210 с.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14—44.

Хохлов С. С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 7—21.

Хохлов С. С., Зайцева М. М. Исследование некоторых гинодиэцичных видов семейства губоцветных // Вопросы антэкологии. Материалы к симпоз. по антэкол., 26—30 мая 1969 г., Пермь. Л., 1969. С. 62—63.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Aeschimann D. Le *Silene vulgaris* s. l. (*Catyophyllaceae*), Évolution vers une mauvaise herbe // Candollea. 1983. Vol. 38. N 2. P. 575—617.

Bell G. On the function of flowers // Proc. Roy. Soc. London, 1985. Vol. 224. N 1235. P. 223—265.

Campbell D. R. Inflorescence size: test of the male function hypothesis // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 5. P. 730—738.

Charlesworth D. The population biology of gynodioecy in *Silene vulgaris* // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. P. 74.

Darwin C. The different forms of flowers on plants of the some species. London, 1877. 352 p.

Dulberger R., Horovitz A. Gender polymorphism in flowers of *Silene vulgaris* (Moench) Garcke // Bot. J. Linnean Soc. 1984. Vol. 89. N 2. P. 101—117.

Gabelman W. H. Male sterility in vegetable breeding // Genetics in plant breeding. Brookhaven Symp. Biol. 1956. Vol. 9. P. 113—122.

Klinkhamer P. G. L., Jong T. J. de. Attractiveness to pollinators: a plant's dilemma // Oikos. 1993. Vol. 66. N 1. P. 180—184.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd 2. Tl. 1. Leipzig, 1898. 696 S.

Lloyd D. G. Breeding systems in *Gotula* L. (*Compositae*, *Anthemideae*). I. The array of monoclinous and diclinous systems // New Phytol. 1972. Vol. 71. N 6. P. 1181—1194.

Lloyd D. G. Sexual strategy in plants // ICSEB — II: 2nd Int. Congr. Syst. and Evol. Biol., Vancouver, July 17—24, 1980. Abstr. P. 100.

Lloyd D. G., Bawa K. S. Modification of the gender of the seed plants in varying conditions // Evol. Biol. 1984. Vol. 17. New York—London. P. 255—338.

McKone M. J., Tonkyn D. W. Intrapopulation gender variation in common ragweed (*Asteraceae*: *Ambrosia artemisiifolia* L.), a monoecious. annual herb // Oecologia. 1986. Vol. 70. N 1. P. 63—67.

Robbins L., Travis J. Examining the relationship between functional gender and gender specialization in hermaphroditic plants // Amer. Natur. 1986. Vol. 128. N 3. P. 409—415.

Sun M., Ganders F. R. Female frequencies in gynodioecious populations correlated with selfing rates in hermaphrodites // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73. N 11. P. 1645—1648.

Sutherland S. Floral sex ratios, fruit-set and resource allocation in plants // Ecology. 1986. Vol. 67. N 4. P. 991—1001.

Ульяновский государственный
педагогический университет

Получено 24 IV 1995

SUMMARY

The partial androsterility (hermaphroditism, gynodioecy, gynomonoecy and dioecy) among six *Caryophyllaceae* species with different sexual differentiation has been studied. It is typical of all the species and sexual types mentioned above. The types of the sexual differentiation do not influence the quantitative dimension of partial androsterility in populations (20—30 % of hermaphrodite,

gynomonoecy or male individuals). The natural selection does not stimulate the partial androsterilites, rather it restricts it. Partial androsterility appears to be invariable genetic character of *Caryophyllaceae* populations.

УДК 633.35:581.16 Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 1

© Е. К. Потокина, Т. Г. Александрова

ОСОБЕННОСТИ ОПЫЛЕНИЯ У ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ РОДА *VICIA* (*FABACEAE*)

E. K. POTOKINA, T. G. ALEXANDROVA. THE POLLINATION FEATURES IN THE ANNUAL SPECIES OF THE GENUS *VICIA* (*FABACEAE*)

Изучалась способность к самоопылению у образцов 19 однолетних видов *Vicia*. Сравнивалась средняя завязываемость бобов в условиях свободного опыления и изоляции. Одновременно для 9 видов в контрольных и опытных вариантах изучался рост пыльцевых трубок на рыльце и в завязи пестиков. Практически все образцы исследованных видов в высокой степени способны к автогамии. Исключение составляет группа *V. villosa* agg., которую следует отнести к преимущественно перекрестноопыляемым растениям. Самооплодотворению у этой группы препятствует самонесовместимость.

Известно, что подавляющему большинству бобовых свойственна энтомофилия. В типично мотыльковом цветке нектар образуется в основании пестика и собирается во внутренней части тычиночной трубки. Поскольку вход в нектарник закрыт с двух сторон, единственно доступным для насекомого путем (помимо прокуса насквозь) является вход спереди. У бобовых отмечено несколько типов попадания пыльцы на брюшко опылителя (Фегри, Пейл, 1982). У видов *Trifolium* L. и *Astragalus* L. насекомое, прокладывая себе дорогу к нектару, касается брюшком жестких торчащих пыльников и рыльца пестика. У рода *Medicago* L. имеет место «взрывной» тип приподношения пыльцы, когда силы, приложенной извне при посадке опылителя на цветок, оказывается достаточно, чтобы верхний край лепестков лодочки открылся и пестик выскочил, распространив облачко пыльцы. У *Vicia* L. и *Lathyrus* L. принцип переноса пыльцы на брюшко опылителя состоит в том, что первоначально открывшиеся пыльники сбрасывают пыльцу в клюв лодочки. Когда опылитель снизу надавливает на лодочку, пыльца удаляется из нее верхней частью столбика, который резко изогнут и на внутренней стороне густо покрыт щетинками.

Ранее отмечалось (Яковлев, 1991), что самоопыление (автогамия) свойственно сравнительно немногим таксонам бобовых. Самоопыляются горох, чечевица, виды люпинов и астрагалов, некоторые вики. У вик биология опыления и оплодотворения наиболее полно изучена для видов, введенных в культуру. Установлено, что *Vicia sativa* L. и *V. pannonica* Crantz являются факультативными самоопылителями (Hanelt, Mettin, 1970; Авадени, 1987). В пределах *V. faba* L. обнаруживается внутривидовой полиморфизм по способности к перекрестному опылению (Семенова, Егги, 1989). *V. villosa* Roth относится к энтомофильным видам (Киселева, 1977; Жданович и др., 1981).

Первое обобщение, касающееся репродуктивной биологии *Vicia*, принадлежит P. Hanelt (1989). Он отмечает, что, хотя роду в целом свойственно перекрестное опыление, переход от аллогамии к автогамии можно проследить в 2 выделяемых им в пределах *Vicia* подродах: subgen. *Cracca* (Dumort) Peterm. и subgen. *Vicia*. Однолетники с узким венчиком из подрода *Cracca*, такие как *V. hirsuta* (L.) Gray, *V. ervilia* (L.) Willd., *V. articulata* Hornem. или американские виды *V. humilis* Kunth и *V. nana* J. Vogel, известны как автогамные растения. Автогамными являются также *V. sativa* agg. и *V. lathyroides* L. из подрода *Vicia*. Однако определенный процент перекрестного опыления у этих видов обычно присутствует; например, для *V. sativa* он

составляет около 10 % (Hanelt, Mettin, 1970). Это обстоятельство, а также выделение нектара в таких морфологически упрощенно устроенных цветках, как *V. hirsuta*, Hanelt рассматривает как свидетельство вторичного характера автогамии в роде *Vicia*. Существуют виды, система размножения которых являет собой все степени перехода от алло- к автогамии (*V. faba*). Hanelt высказал предположение, что, возможно, всем однолетним видам *Vicia* в той или иной степени свойственно самоопыление, в то время как самонесовместимость чаще наблюдается у многолетних вик. Экспериментальному изучению способности к автогамии однолетних видов *Vicia* посвящена данная статья.

Материал и методика

Исследования проводились на Пушкинском экспериментальном участке ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). Были изучены 19 однолетних видов *Vicia* коллекции ВИР: *V. anatolica* Turrill, *V. angustifolia* Reichard, *V. articulata* Hornem, *V. benghalensis* L., *V. bithynica* (L.) L., *V. cordata* Wulf. ex Hoppe, *V. disperma* DC., *V. eriocarpa* (Hausskn.) Halacsy, *V. hirsuta* (L.) Gray, *V. hybrida* L., *V. hyrcanica* Fisch. et Mey., *V. lutea* L., *V. macrocarpa* (Moris) Bertol., *V. michauxii* Spreng., *V. monantha* Retz, *V. narbonensis* L., *V. peregrina* L., *V. varia* Host, *V. villosa* Roth. Каждый из этих видов в эксперименте был представлен двумя-тремя образцами разного географического происхождения. Объем выборки для каждого образца составлял 40—50 особей. Часть побегов изучаемых растений была изолирована от насекомых-опылителей, часть оставалась на свободном опылении.

Анализировали разницу показателей завязываемости (процент цветков, завязавших бобы) в выборках под изоляцией и на свободе. Данные обрабатывали статистически. Достоверность различия средней завязываемости в опыте и контроле оценивали по критерию Стъюдента.

У 9 видов (*V. anatolica*, *V. articulata*, *V. disperma*, *V. eriocarpa*, *V. hybrida*, *V. lutea*, *V. monantha*, *V. varia*, *V. villosa*) изучали рост пыльцевых трубок на рыльцах и в завязях пестиков свободноопыляющихся и изолированных цветков. Цветки с подвявшими венчиками фиксировали в спирто-уксусном растворе (3 : 1), хранили в 70 %-м спирте. Рост пыльцевых трубок исследовали в люминесцентном микроскопе «Люмам» после мацерации завязей в растворе щелочи и окрашивания их в растворе анилинового синего. Все перечисленные процедуры проводили в соответствии с общепринятыми методиками (Вишнякова, 1989; Семенова, 1990).

Результаты и их обсуждение

Как уже упоминалось, к энтомофильным видам *Vicia* относится, в частности, *V. villosa*. По поводу механизма опыления у этого вида имеются противоречивые мнения. В. П. Жданович с соавт. (1981) отмечают, что при механическом открывании цветка пыльники лопаются и пыльца в обилии попадает на рыльце своего же пестика. Такая операция повторяется у каждого цветка при посещении его опылителем. На возможность самоопыления при механическом воздействии указывают полученные экспериментальные данные. Максимальная завязываемость бобов отмечена для свободноопыляющихся растений (17.3 %), искусственно переопыленные цветки и подвергнутые инцухту путем открывания цветка завязали примерно равное количество бобов (4.5 %), минимальной продуктивностью характеризовались изолированные непереопыленные цветки (0.9 %). С другой стороны, имеются данные С. Д. Киселевой (1977), согласно которым пыльца *V. villosa*, попав на рыльце пестика того же цветка, не прорастает вследствие самонесовместимости и более позднего созревания рыльца.

В нашем эксперименте растения *V. villosa*, *V. eriocarpa* и *V. varia*, иногда объединяемые в группу *V. villosa* agg., завязали лишь единичные бобы в условиях свободного опыления и ни одного боба — в условиях изоляции. Столь низкую

ТАБЛИЦА 1

Рост пыльцевых трубок в пестиках цветков у видов *V. villosa* agg. в условиях изоляции (*а*) и свободного опыления (*б*)

Вид, образец	Число исследованных цветков с пыльцой на рыльце пестика		Процент цветков с проросшей на рыльце пыльцой		Процент пестиков с пыльцевыми трубками у микропиле семяпочки	
	а	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*
V. villosa						
К-35164, Польша	84	75	19.0	86.7	2.4	80.2
V. varia						
К-36752, Германия	72	68	8.3	32.3	0	20.6
V. eriocarpa						
К-34431, Германия	39	41	7.7	90.2	0	58.5
К-35138, Греция	72	100	9.7	64.0	0	33.0
К-35593, Греция	70	92	11.4	83.7	1.4	30.4

Примечание. К-35164, Польша — номер образца и его географическое происхождение по каталогу ВИР.

завязываемость бобов у этих видов мы объясняем крайне неблагоприятными погодными условиями периода цветения. В условиях избыточной влажности цветение затягивается до 2 мес и более, что отрицательно сказывается на семенной продуктивности. Кроме того, из-за затяжных дождей резко сокращается количество насекомых-опылителей.

Для данной группы видов наиболее эффективным является метод изучения роста пыльцевых трубок на рыльцах и в завязи пестика цветка с помощью люминесцентного микроскопа. Метод позволяет проследить все последовательные стадии продвижения пыльцевой трубки в пестике и установить факт оплодотворения.

Результаты такого эмбриологического анализа цветков в условиях изоляции и свободного опыления у *V. villosa* agg. представлены в табл. 1. Из нее следует, что у этих видов наблюдается избирательное прорастание пыльцы. Так, например, в цветках *V. eriocarpa*, находящихся на свободном опылении, процент прорастания пыльцы на рыльце пестика варьирует от 64 до 90.2, в то время как в условиях изоляции, где возможность попадания на рыльце пестика чужеродной пыльцы исключена, — от 7.7 до 11.4. Что касается прорастания пыльцевых трубок в завязи пестика и вхождения их в семяпочки, то при достаточно высоком значении этого показателя для цветков в условиях свободного опыления, у самоопылившихся цветков пыльцевые трубки, как правило, завязей не достигают, хотя принципиальная возможность самоопыления не исключена. Согласно нашим данным, близкородственные виды *V. villosa*, *V. eriocarpa*, *V. varia* относятся к перекрестноопыляющимся растениям с высокой степенью самонесовместимости. Подтверждается также положение о том, что существование самонесовместимости при всех условиях не предполагает полного и абсолютного отсутствия способности завязывать семена от самооплодотворения (Полиморфизм..., 1981).

В отличие от *V. villosa* agg. у всех остальных изученных однолетних видов *Vicia* можно констатировать высокую способность к автогамии. Это в равной степени относится к представителям всех 3 подродов, выделяемых в пределах *Vicia* (Цвелев, 1987): subgen. *Cracca* Peterm., subgen. *Ervum* (L.) S. F. Gray, subgen. *Vicia*. Практически у всех проанализированных образцов наличие или отсутствие изоляции на завязываемость бобов не влияло (табл. 2). Для видов *V. lutea*, *V. peregrina*, *V. narbonensis* выявлен внутривидовой полиморфизм по способности к перекрестному опылению. В некоторых выборках этих видов средняя завязываемость бобов у свободноопыляющихся цветков существенно превышала таковую у цветков в условиях изоляции.

ТАБЛИЦА 2

Средняя завязываемость бобов ($\bar{x}$) в условиях изоляции (*а*) и свободного опыления (*б*) у однолетних видов *Vicia*

Вид, образец	$\bar{x}$		Критерий Стьюдента		Достоверность разницы
	а	*б*	*t*	t_{st}	
Subgen. *Cracca*					
V. benghalensis					
K-34768, Австралия	0.17	0.15	0.69	2.60	–
K-34859, Португалия	0.27	0.38	2.41	2.64	–
K-36171, Россия	0.31	0.22	0.87	2.62	–
K-36170, Россия	0.23	0.18	1.42	2.59	–
K-36169, Россия	0.24	0.17	2.23	2.59	–
V. monantha					
K-34430, Германия	0.26	0.22	0.62	2.66	–
K-35590, Германия	0.28	0.25	0.65	2.64	–
Subgen. *Ervum*					
V. articulata					
K-26679, Украина	0.22	0.15	1.43	2.64	–
K-35094, Австралия	0.39	0.30	1.88	2.62	–
K-35537, Турция	0.36	0.33	0.62	2.64	–
V. disperma					
K-34270, Болгария	0.06	0.04	1.27	2.68	–
K-34874, Австралия	0.10	0.15	1.76	2.66	–
V. hirsuta					
K-31059, Крым	0.69	0.73	0.69	3.71	–
K-34788, Австралия	0.48	0.47	0.05	2.66	–
Subgen. *Vicia*					
V. anatolica					
K-35193, Туркмения	0.43	0.41	0.16	2.76	–
K-35227, Туркмения	0.43	0.42	0.06	3.06	–
V. angustifolia					
K-34424, Германия	0.39	0.38	0.15	2.68	–
K-34870, Португалия	0.32	0.26	0.82	2.70	–
V. bithynica					
K-32547, Крым	0.27	0.44	2.31	2.68	–
K-34425, Германия	0.28	0.40	1.61	2.68	–
K-34426, Германия	0.45	0.38	0.70	2.76	–
V. cordata					
K-34422, Германия	0.70	0.64	0.83	2.66	–
K-35801, Португалия	0.88	0.81	1.33	2.68	–
K-35802, Португалия	0.61	0.64	0.34	2.66	–
K-35929, Чехия	0.62	0.78	2.42	2.66	–
V. hybrida					
K-35390, Армения	0.20	0.14	1.07	2.66	–
K-36063, Чехия	0.16	0.24	1.19	2.66	–
V. hyrcanica					
K-35191, Туркмения	0.05	0.11	1.94	2.64	–
K-35222, Армения	0.02	0.05	2.32	2.64	–
V. lutea					
K-34434, Германия	0.69	0.79	1.60	2.78	–
K-34835, Австралия	0.30	0.46	4.00	2.63	+

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид, образец	$\bar{x}$		Критерий Стьюдента		Достоверность разницы
	а	*б*	*t*	t_{st}	
V. macrocarpa					
К-34814, Португалия	0.50	0.48	0.50	2.66	–
К-35484, Португалия	0.57	0.60	0.53	2.70	–
К-35812, Австралия	0.47	0.58	2.52	2.64	–
К-36064, Португалия	0.47	0.48	0.22	2.70	–
V. michauxii					
К-31487, Таджикистан	0.77	0.82	0.89	2.66	–
К-36121, Киргизия	0.97	1.00	0.11	3.01	–
V. narbonensis					
К-34264, Болгария	0.41	0.45	0.65	2.85	–
К-34869, Австралия	0.39	0.76	5.10	2.90	+
К-35009, Португалия	0.56	0.69	1.67	2.86	–
V. peregrina					
К-34886, Дания	0.48	0.78	4.80	2.68	+
К-35196, Грузия	0.53	0.68	2.06	2.64	–

Примечание. Критерий Стьюдента: *t* — эмпирическое значение, t_{st} — стандартное значение.

У ряда видов, для которых климатические условия Ленинградской обл. были резко неблагоприятными, что отразилось на их семенной продуктивности, дополнительно изучался рост пыльцевых трубок на рыльцах и в завязи пестиков (табл. 3). Во всех изученных образцах как в условиях свободного опыления, так и в условиях изоляции пыльцевые трубки беспрепятственно достигали завязи и семяпочек. Результаты этого

ТАБЛИЦА 3

Соотношение оплодотворенных завязей цветков у однолетних видов *Vicia* в условиях изоляции (*а*) и свободного опыления (*б*)

Вид, образец	Доля оплодотворенных завязей от общего числа изученных, %	
	а	*б*
V. anatolica		
К-35227, Туркмения	100	100
К-35193, Туркмения	88	100
V. articulata		
К-35094, Австралия	100	100
К-35537, Турция	100	100
V. disperma		
К-34270, Болгария	100	100
V. hybrida		
К-34432, Германия	90	92
К-35390, Армения	94	86
V. lutea		
К-34434, Германия	88	100
V. monantha		
К-34430, Германия	100	92
К-35590, Германия	80	93

эмбриологического исследования также свидетельствуют о высокой способности изученных однолетних видов вик к самоопылению.

На основе изложенного и с учетом имеющихся литературных данных можно сделать следующие выводы.

Виды *V. anatolica*, *V. angustifolia*, *V. articulata*, *V. benghalensis*, *V. bithynica*, *V. cordata*, *V. disperma*, *V. ervilia*, *V. faba*, *V. hirsuta*, *V. hybrida*, *V. hyrcanica*, *V. lathyroides*, *V. lutea*, *V. macrocarpa*, *V. michauxii*, *V. monantha*, *V. narbonensis*, *V. peregrina*, *V. sativa* в высшей степени способны к автогамии. Таким образом, практически все однолетние виды вик Старого Света могут быть отнесены к факультативным самоопылителям.

Исключение составляет группа близкородственных видов (*V. villosa*, *V. eriocarpa*, *V. varia*), которые являются преимущественно перекрестноопыляющимися растениями. Самооплодотворению у этих видов препятствует самонесовместимость.

У ряда видов (*V. lutea*, *V. peregrina*, *V. narbonensis*, *V. faba*) имеет место ярко выраженный внутривидовой полиморфизм по способности к перекрестному опылению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авадени Л. П. Изучение биологии цветения и опыления вики паннонской в условиях Молдавии с целью совершенствования методики гибридизации // Селекция и семеноводство полевых культур Молдавской ССР. Кишинев, 1987. С. 78—84.

Вишнякова М. А. Оценка характера взаимодействия пыльцевых зерен и пыльцевых трубок с пестнком в совместнмых н несовместимых вариантах опыления. Метод. указ. Л., 1989. 47 с.

Жданович В. П., *Курочкин А. М.*, *Черненко Р. А.* Цветенне и плодообразование вики мохнатой // Ботаника. Минск, 1981. Вып. 27. С. 119—127.

Киселева С. Д. Оплодотворение, развитие семени и плода у вики мохнатой // Тр. Лен. с.-х. ин-та. 1977. Т. 326. С. 63—69.

Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости. Минск, 1981. 245 с.

Семенова Е. В., *Егги Э. Э.* Характер опыления бобов (*Faba bona* Medik.) и изменчивость полипептидного состава белков семян // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1989. Т. 124. С. 31—36.

Семенова Е. В. Способ отбора автогамных растенний бобов. Метод. указ. Л., 1990. 11 с.

Фегри К., *Пейл Л.* ван дер. Основы экологии опыления. М., 1982. 379 с.

Цвелев Н. Н. Vicia L. // Флора европейской частн СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 127—147.

Яковлев Г. П. Бобовые земного шара. Л., 1991. 144 с.

Hanelt P., *Mettin D.* Über die systematische Stellung temperater und meridionaler Sippen der Gattung *Vicia* L. // Feddes Repert. 1970. Bd 81. S. 147—161.

Hanelt P. Biosystematics of the genus *Vicia* L. (*Leguminosae*) // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1989. Vol. 20. P. 199—223.

Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 5 VII 1994

SUMMARY

Reproductive biology of 19 annual *Vicia* species has been studied. The seed production of plants after inflorescence isolation and free pollination was determined. Pollen tube growth within the pistils in free pollinated and isolated flowers in 8 *Vicia* species was also investigated. Practically all the species investigated except *Vicia villosa* agg. are capable of self-pollination. No difference between isolated and free pollinated populations was found. In *V. villosa* agg. the low seed production after self-pollination is predetermined by the self-incompatibility. Some self-fertile plants were selected among these mainly self-sterile species.

УКД 634.511 : 581.44 Бот. журн., 1966 г., т. 81, № 1

© Ю. И. Сухоруких

О ВЕРХУШЕЧНЫХ ПОЧКАХ *JUGLANS REGIA* (*JUGLANDACEAE*)

Yu. I. SUKHORUKIKH. ON THE TERMINAL BUDS IN *JUGLANS REGIA* (*JUGLANDACEAE*)

Описаны 2 типа покоящихся почек — яйцевидно-шаровидные и пирамидальные, исследована их устойчивость к пониженным температурам, способность к образованию побегов и женских цветков. Установлено влияние интенсивности ростовых процессов на формирование разных типов верхушечных почек.

Орех грецкий *Juglans regia* L. широко распространен в южных регионах страны. Известны успешные попытки его интродукции в центральные и более северные районы России.

У большей части сортов и форм ореха женские цветки развиваются из верхушечных почек. Их внешний вид описан рядом авторов (Определитель..., 1940; Соколов, 1951; Новиков, 1965; Щепотьев и др., 1978; Цуркан, 1979). При этом имеются явные противоречия. Так, большинство авторов (Новиков, 1965; Щепотьев и др., 1978; Цуркан, 1979) отмечают, что почки имеют форму, близкую к яйцевидной или шаровидной, другие (Определитель..., 1940) считают ее 3—4-угольно-пирамидальной. С. Я. Соколов (1951) сообщает о наличии у ореха 2 типов (вариантов) верхушечных почек: конусовидных — у сильно растущих побегов, яйцевидных или округлых — у остальных.

В литературе недостаточно освещены вопросы побегообразовательной способности верхушечных почек, их устойчивости к пониженным температурам в зависимости от формы. Изучение этих вопросов входило в задачу данной работы.

Материал и методика

Форму верхушечных почек исследовали на 402 побегах 3—60-летних деревьев. Для этого в коллекционных посадках Белореченского научно-производственного селекционного лесхоза (Краснодарский край), где произрастает потомство сортов из Киргизии, Молдавии, республик Северного Кавказа, методом случайных чисел отбирали деревья и побеги на них. Часть побегов для изучения заготавливали в Кабардино-Балкарии, Ставропольском крае, Дагестане с деревьев, отобранных для прививок.

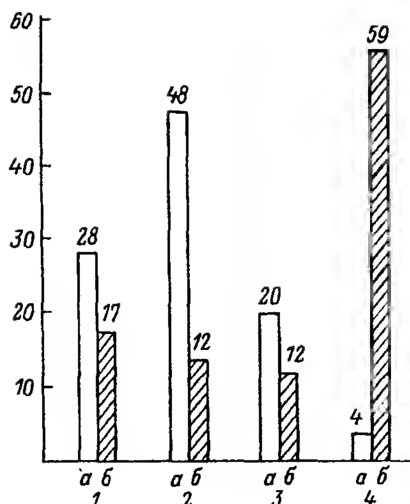
Частоту заложения почек по диаметру кроны изучали на 6 деревьях сорта Краснодарский скороплодный. Связь формы почек со вторичным приростом наблюдали на 292 побегах, с размерами побегов — на 113, устойчивости к морозам — на 200 побегах (коллекционные посадки лесхоза, деревья выращены из ростовских семян). Размеры почек и диаметры побегов измеряли штангенциркулем, длину побегов — линейкой.

Результаты и их обсуждение

В ходе исследований было выявлено, что у ореха грецкого закладываются верхушечные почки, различающиеся по форме: близкие к яйцевидно-шаровидным (тип А) и близкие к пирамидальным (тип Б).

Для почек типа А характерны небольшие размеры (0.8 × 0.6 см), эллипсовидная, яйцевидная, кругло-яйцевидная форма, тупая, реже заостренная верхушка, кроющие чешуи (в числе 3—5) без ясно выраженной центральной жилки. На поперечном срезе кроющие чешуи имеют вид эллипса или 5-угольника с сильно сглаженными гранями. Кроющие чешуи тонкие, 0.3—0.8 мм толщ., часто они полностью высохшие, на верхушке обычно без рудиментарных листовых пластинок.

Для почек типа Б характерны более крупные размеры (0.8—1.3 × 0.6—0.9 см),



Размещение в кроне верхушечных почек разных типов.

а — почки типа А, *б* — почки типа Б. Части кроны: *1* — до 1/3 кроны; *2* — от 1/3 до 2/3; *3* — от 2/3 до периферийных частей (без учета последних 40 см); *4* — последние 40 см периферийной части. Цифрами на графике указан процент от общего числа почек данного типа в кроне. По оси ординат — %.

3—5-угольно-пирамидальная форма, верхушка заостренная, кроющие чешуи толстые, 0.6—1.4 мм толщ., с хорошо выраженной центральной жилкой, иногда частично подсохшие на концах, где имеются рудиментарные листовые пластинки. На поперечном срезе кроющие чешуи имеют вид довольно правильного 5-угольника (звезды) со слегка закругленными гранями. Между 2 основными типами имеются промежуточные формы.

Заложение разных типов почек у ореха тесно связано с размерами (бисериальный коэффициент корреляции с длиной побегов $r_{bs} = 0.694$, с диаметром $r_{bs} = 0.691$, $P = 0.001$) и длительностью роста в длину (коэффициент ассоциации $r_a = 0.83$, $P = 0.001$) тех побегов, на которых они закладываются. Так, на 7-летних деревьях побеги, которые несли на верхушке почки типа А, имели среднюю длину 18.3 см, диаметр на расстоянии 1 см ниже основания почки — 5.42 мм, рост в длину у них закончился в августе. Почки типа Б закладываются на побегах бо́льших размеров: средняя длина — 78.8 см, диаметр — 8.9 мм, у большей части побегов рост в длину заканчивался в сентябре.

В связи с более длительным и интенсивным развитием побегов на внешних частях кроны именно здесь и закладывается бо́льшая часть почек типа Б, а во внутренних частях, где интенсивность ростовых процессов ниже, закладываются преимущественно почки типа А (см. рисунок).

Уменьшение интенсивности ростовых процессов у побегов ореха наблюдается с увеличением возраста, что ведет к уменьшению числа почек типа Б и увеличению числа почек типа А в кроне дерева. Так, в условиях Краснодарского края соотношение типов почек Б : А на средних ветвях составило для деревьев в возрасте 3 лет 75 : 25 %; 10 лет — 30 : 70; 20 лет — 5 : 95 %.

Изучение устойчивости почек к морозам проводили на 7-летних деревьях сорта Краснодарский скороплодный, произрастающих в предгорной зоне Северо-Западного Кавказа, после зимы с морозами до –28 °С. Побеги подвергались осмотру через 10 дней после начала массового распускания почек. Среди почек типа А погибли 18 %, распустились позднее срока — 4 %; типа Б — 44 и 17 % соответственно. Таким образом, почки типа А оказались более устойчивыми к низкой зимней температуре. Одна из причин различной устойчивости почек — разные сроки окончания роста побегов в длину. Так, почки типа А, закладывающиеся на побегах, оканчивающих

рост в августе, входят в состояние покоя до наступления холодов. Почки типа Б, формирующиеся на побегах с более длительным периодом роста, к наступлению сильных холодов не успевают войти в состояние глубокого покоя, что, очевидно, и является причиной их более частой гибели. Возможно, этим объясняется и повышение устойчивости ореха к морозам с возрастом, когда интенсивность ростовых процессов побегов у них падает и закладываются почки преимущественно типа А.

Длина побегов, образовавшихся из почек типа А, через 10 дней после начала роста составила 2.5 см, типа Б — 3.5 см. К концу вегетации разница возросла до 60 см. Следовательно, из почек типа Б преимущественно развиваются более мощные побеги, что обусловлено, как правило, лучшими условиями освещения периферийных частей кроны.

У изучаемых представителей *J. regia* женские цветки образовывались на побегах текущего года из верхушечных почек. Частота появления цветков из почек типа А составила 49 %, типа Б — 80.5 %. На цветоносных побегах, находящихся в одинаковых условиях освещенности и положения в кроне, число цветков на 1 побеге в среднем составило для типа А — 2.1, типа Б — 2.4 (НСР 0.05=0.1). У обоих типов наблюдалось одинаковое максимальное число цветков — 5. Однако, учитывая, что в кроне плодоносящих деревьев с возрастом число почек типа А увеличивается в 2—9 раз, можно предположить, что основная масса урожая формируется именно из этих почек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Новиков А. Л. Определитель деревьев и кустарников в безлистном состоянии. Минск, 1965. 407 с.

Определитель древесных пород / Под общ. ред. Н. В. Сукачева. Л., 1940. 380 с.

Соколов С. Я. Род орех // Деревья и кустарники СССР. М., 1951. С. 230—250.

Цуркан И. Г. Грецкий орех. Кишинев. 1979. 285 с.

Щепотьев Ф. Л. и др. Орехоплодные лесные культуры. М., 1978. С. 5—93.

Северо-Кавказский филиал
НИИ горного лесоводства
и экологии леса
Майкоп

Получено 1 III 1995

SUMMARY

Two main types of terminal buds are initiated in *Juglans regia*, according to different intensity and duration of the shoot growth. The buds of the first type are more resistant to low temperature and they produce smaller shoots. Their proportion in the crown of the tree increases with age.

УДК 581.543.2

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 1

© Р. С. Петросян, Г. Г. Мовсесян

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ *FAGUS ORIENTALIS* (*FAGACEAE*) В АРМЕНИИ

R. S. PETROSIAN, G. G. MOVSESIAN. THE PECULIARITIES OF SEASONAL DEVELOPMENT OF *FAGUS ORIENTALIS* (*FAGACEAE*) IN ARMENIA

Проведены фенологические наблюдения в буковых лесах Северо-Восточной Армении (Ноемберянский р-н). Исследования показали, что особенности сезонного развития *Fagus orientalis* определяются как абсолютной высотой местопроизрастания, так и условиями местообитания.

Установлено, что в сухих условиях произрастания сроки прохождения и продолжительность отдельных фенофаз бука заметно отличаются от таковых в свежих и влажных. В частности, на одних и тех же гипсометрических отметках вегетация бука в сухих условиях начинается и завершается раньше.

Установление закономерностей и сроков прохождения фенофаз имеет важное значение при планировании и прогнозировании оптимальных календарных сроков проведения лесохозяйственных и лесокультурных мероприятий.

Фенология бука восточного *Fagus orientalis* Lipsky в Армении изучена недостаточно полно, только отдельные вопросы рассматривались в работах Г. С. Авакяна (1970), А. Д. Думикяна (1987), С. А. Оганяна (1982). Более обширные сведения имеются по фенологии *F. sylvatica* L. в Карпатах (Молотков, 1966), Молдавии (Тышкевич, 1970), *F. orientalis* в Крыму (Поплавская, 1927), на Северном Кавказе и в Грузии (Манджавидзе, 1963; Мальцев, 1966).

Fagus orientalis в Армении распространен в высотном интервале от 1000 до 1800 м над ур. м., причем произрастает в различных условиях. Поэтому прежде всего преследовалась цель — установить особенности фенологического развития *F. orientalis* на разных гипсометрических уровнях с учетом типов лесорастительных условий.

Материал и методика

Исследования велись в лесах Ноемберянского и Ларварского лесхозов, расположенных в северо-восточном лесохозяйственном округе Армении и занимающих площадь более 33 тыс. га, из которых на древостои *F. orientalis* приходится более половины.

Фенологические наблюдения в буковых лесах проводились в течение 1985—1987 гг. на вертикальном профиле 1000—1800 м над ур. м., через каждые 200 м абсолютной высоты. Отмечались следующие фенофазы: набухание и распускание почек, облиствение, цветение, созревание и плодоношение, пожелтение листьев и листопад, причем для каждой фазы фиксировались сроки начала, массового прохождения и окончания. В процессе наблюдений и выделения различных фенологических форм бука применялась общепринятая методика (Шнелле, 1961; Шульц, 1981).

Результаты и их обсуждение

Как показали 3-летние наблюдения, сроки и продолжительность отдельных фенологических фаз у разных феноформ *F. orientalis* на различных высотных отметках заметно различаются (см. таблицу). В частности, набухание почек в нижней части вертикального профиля (1000 м над ур. м.) наступает в среднем в 1-й декаде, а на верхней (1800 м над ур. м.) в 3-й декаде апреля. Вертикальный градиент этой фенофазы составляет в среднем 2.6—2.8 сут (здесь и далее градиент приводится на 100 м абсолютной высоты). Временнáя разница между ранней и поздней формами в этой фенофазе составляет в среднем 9—10 дней (в отдельные годы 12—15 дней) и почти не зависит от абсолютной высоты местности. Через 9—12 дней почки раскрываются. Распускание почек идет снизу вверх по профилю, причем фенградиент по сравнению с таковым предыдущей фазы несколько уменьшается и составляет 2.4—2.5 сут.

С конца апреля до середины мая (у поздней формы иногда до конца мая) происходит облиствение. Продолжительность этой фазы колеблется в пределах 8—13 дней с феноградиентом от 2.5—2.8 (начало фазы) до 2.0—2.3 сут (конец фазы). Таким образом, появление листвы у бука на верхнем пределе его высотного распространения запаздывает в среднем на 16—20 сут по сравнению с появлением листвы в древостоях на высоте 1000 м над ур. м. По срокам облиствения временнáя разница между ранней и поздней формами сходна с таковой предыдущей фенофазы.

Фаза цветения *F. orientalis* на всех высотах примерно совпадает с периодом наступления массового облиствения деревьев или (реже) запаздывает на 2—3 дня.

Средние сроки прохождения фенофаз у разных феноформ *Fagus orientalis* в зависимости от высоты над уровнем моря (усредненные данные за 1985—1987 гг.)

Высота, м над ур. м.	Феноформа	Фенологические фазы												Продолжительность вегетации, сут
		развитие почек		облиствение		цветение		плодоношение		пожелтение листьев		опадение листьев		
		Н	К	Н	К	Н	К	Н	К	Н	К	Н	К	
1000	Ранняя	1 IV	11 IV	13 IV	26 IV	17 IV	28 IV	12 VIII	25 IX	22 IX	17 X	10 X	31 X	214
	Промежуточная	6 IV	17 IV	19 IV	1 V	23 IV	3 V	16 VIII	27 IX	25 IX	21 X	16 X	5 XI	214
	Поздняя	12 IV	21 IV	24 IV	7 V	29 IV	9 V	20 VIII	30 IX	28 IX	26 X	20 X	9 XI	212
1200	Ранняя	5 IV	16 IV	20 IV	1 V	24 IV	3 V	20 VIII	28 IX	25 IX	21 X	15 X	4 XI	213
	Промежуточная	10 IV	21 IV	26 IV	6 V	28 IV	7 V	23 VIII	30 IX	27 IX	25 X	22 X	9 XI	214
	Поздняя	17 IV	27 IV	30 IV	11 V	4 V	13 V	26 VIII	2 X	1 X	29 X	27 X	13 XI	211
1400	Ранняя	10 IV	20 IV	25 IV	7 V	29 IV	8 V	24 VIII	30 IX	27 IX	26 X	20 X	8 XI	213
	Промежуточная	16 IV	24 IV	30 IV	12 V	5 V	12 V	27 VIII	3 X	30 IX	29 X	25 X	12 XI	211
	Поздняя	23 IV	30 IV	4 V	16 V	8 V	16 V	1 IX	5 X	3 X	3 XI	29 X	16 XI	213
1600	Ранняя	16 IV	26 IV	1 V	11 V	4 V	13 V	28 VIII	2 X	28 IX	24 X	18 X	6 XI	205
	Промежуточная	21 IV	30 IV	5 V	15 V	8 V	16 V	3 IX	5 X	1 X	27 X	23 X	10 XI	204
	Поздняя	27 IV	6 V	9 V	18 V	11 V	20 V	7 IX	8 X	3 X	1 XI	28 X	13 XI	201
1800	Ранняя	21 IV	30 IV	6 V	14 V	9 V	18 V	3 IX	5 X	23 IX	16 X	9 X	28 X	191
	Промежуточная	27 IV	5 IV	9 V	19 V	12 V	21 V	7 IX	8 X	27 IX	20 X	15 X	1 XI	189
	Поздняя	2 V	10 V	14 V	22 V	18 V	25 V	10 IX	10 X	29 IX	25 X	19 X	4 XI	187

Примечание. Н — начало, К — конец фенофазы.

Длительность этой фенофазы редко превышает 2-недельный срок, хотя в отдельные годы цветение у бука растягивается почти на месяц, особенно в нижней части профиля.

По мере поднятия в горы фаза цветения у бука сдвигается на более поздние сроки, причем фенoградиент составляет 2.3—2.7 сут. Временна́я разница между ранней и поздней феноформами бука в этой фазе составляет в среднем 9—10 дней и довольно стабильна по годам. Отмеченные для фазы цветения закономерности вполне приложимы и к последующей фенофазе плодоношения, но с тем отличием, что плодоношение продолжается намного дольше (иногда до 2 мес).

Разгар завершающего этапа вегетации (пожелтение листьев) приходится на период с 5 по 20 октября. Прохождение этой фазы в высотном аспекте характеризуется определенной спецификой: в частности, на средних высотах распространения *F. orientalis* пожелтение листьев бука наступает гораздо позже, чем в нижней и верхней частях высотного профиля. За счет этого в наиболее благоприятных условиях произрастания (на средних частях склонов) общая продолжительность всех предыдущих фенофаз увеличивается в среднем на 8—10 сут.

Аналогичная закономерность отмечена и для фазы опадения листьев, т. е. буковые леса в нижней и верхней частях профиля за годы наблюдений оголялись раньше, чем в средней части, где листопад еще продолжался.

По всей вероятности, это связано с тем, что за вегетационные периоды 1985—1987 гг. выпало меньше атмосферных осадков, чем обычно. Таким образом, эти годы были более засушливыми. По нашим наблюдениям, в более влажные годы (например, в 1983—1984 гг.) последовательность наступления листопада прослеживалась по макросклону сверху вниз.

Временна́я разница между ранней и поздней феноформами бука по двум завершающим фенофазам примерно одинакова (7—10 сут) и почти не зависит от абсолютной высоты местопроизрастания.

Таким образом, продолжительность вегетации бука в верхней части профиля в среднем на 23—25 дней короче, чем в нижней и средней, что обусловливается не только ее поздним началом, но и сравнительно ранним завершением.

Рассмотрение особенностей сезонного развития бука в зависимости от лесорастительных условий показывает (рис. 1—3), что на одних и тех же высотах в сухих условиях произрастания вегетация начинается и завершается раньше, чем в свежих и влажных. Это, вероятно, связано с микроклиматическими условиями: в сухих буковых лесах прогрев воздуха и почвы весной происходит в более ранние сроки, чем в свежих и тем более влажных. Например, среднедневная температура в начале апреля на высоте 1000 м в сухих буковых лесах в среднем превышала таковую в свежих и влажных лесах соответственно на 0.2—0.4 °С, а на высоте 1400 м — на 0.3—0.5 °С.

В пределах одного типа лесорастительных условий в буковых лесах по мере увеличения абсолютных высот наблюдаются уже отмеченные выше сдвиги фенофаз, причем наиболее контрастно они выражены в сухих лесах.

В результате фенонаблюдений можно сформулировать следующие выводы.

1. Сезонное развитие *Fagus orientalis* Lipsky определяется как абсолютной высотой местопроизрастания, так и типом лесорастительных условий. Начальные фенофазы (набухание и распускание почек, облиствение и т. д.) наступают раньше на нижних участках профиля, а завершающие (пожелтение и опадение листьев) — на нижних и верхних, что способствует заметному укорочению периода вегетации на верхнем пределе распространения *F. orientalis* (1800 м над ур. м). Буковые леса в сравнительно засушливые годы раньше оголяются в нижней и верхней частях профиля, тогда как листопад в средней части еще продолжается.

2. В сухих условиях произрастания сроки прохождения и продолжительность отдельных фенофаз значительно отличаются от таковых в свежих и влажных условиях, т. е. на одинаковых гипсометрических отметках вегетация в сухих буковых лесах начинается и завершается раньше. Таким образом, в свежих и влажных буковых

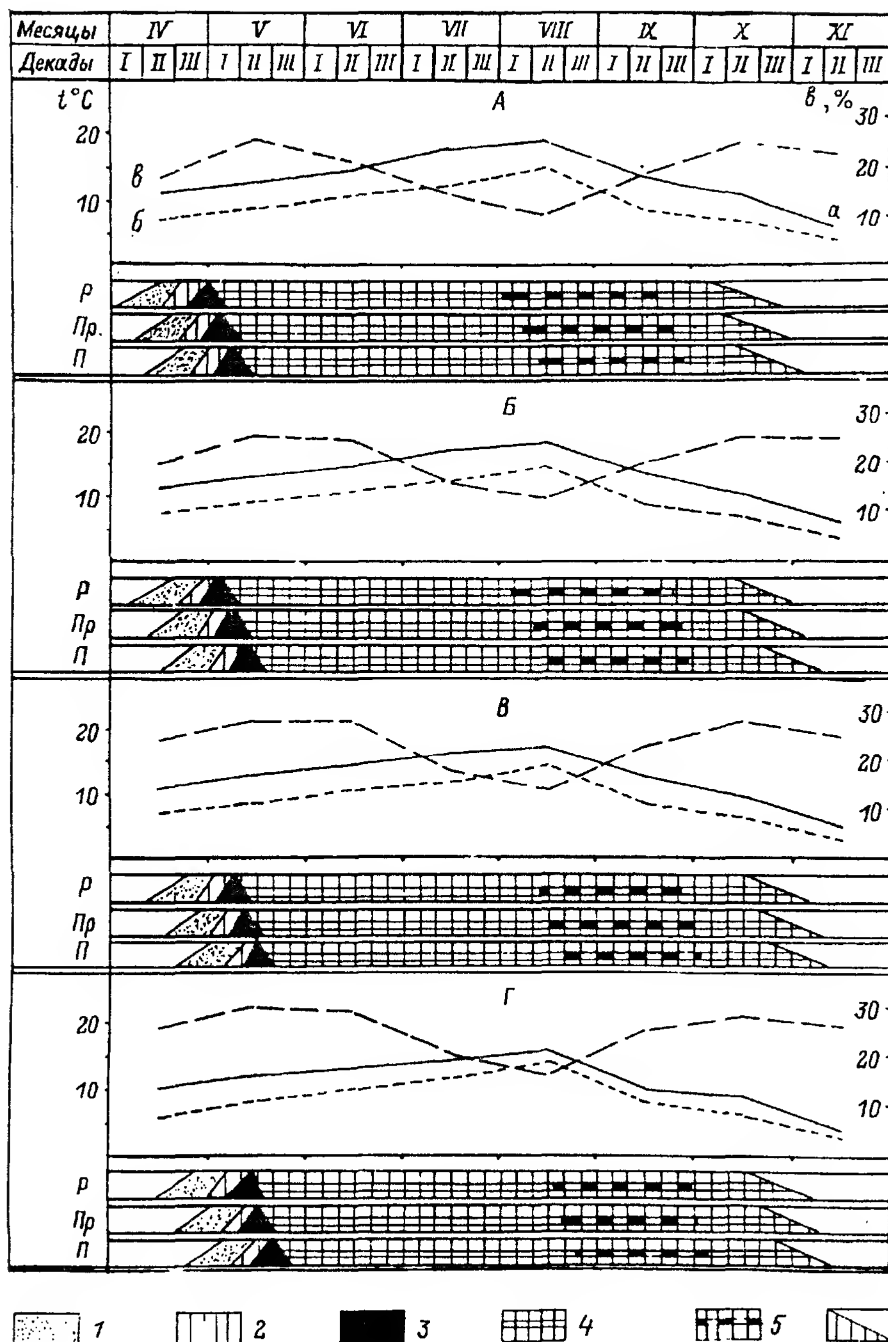


Рис. 1. Фенологические спектры феноформ *Fagus orientalis* на различных гипсометрических уровнях в сухих условиях произрастания.

а — среднедневная температура воздуха, °С; *б* — среднедневная температура почвы в слое 0—10 см, °С; *в* — влажность почвы в слое 0—10 см, % к сухому весу. По осям абсцисс — календарные месяцы; по осям ординат: слева — температура, °С; справа — влажность, %. Феноформы: *Р* — ранняя, *Пр* — промежуточная, *П* — поздняя. Фенофазы: *1* — набухание почек, *2* — облиственное состояние, *3* — цветение, *4* — завязывание плодов, *5* — плодоношение, *6* — конец вегетации. Высота, м над ур. м.: *А* — 1000, *Б* — 1200, *В* — 1400, *Г* — 1600, *Д* — 1800.

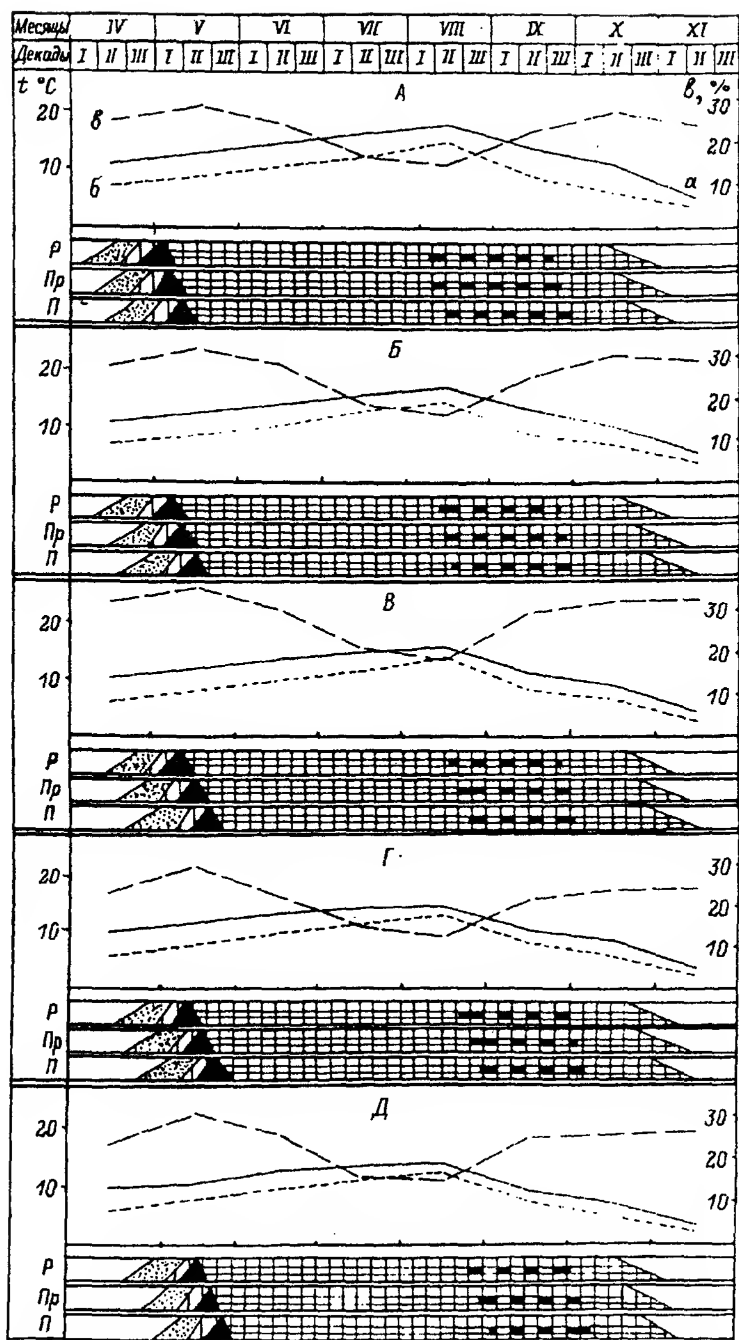


Рис. 2. Фенологические спектры феноформ *Fagus orientalis* на разных гипсометрических уровнях в свежих условиях произрастания.

Обозначеиня те же, что и на рис. 1.

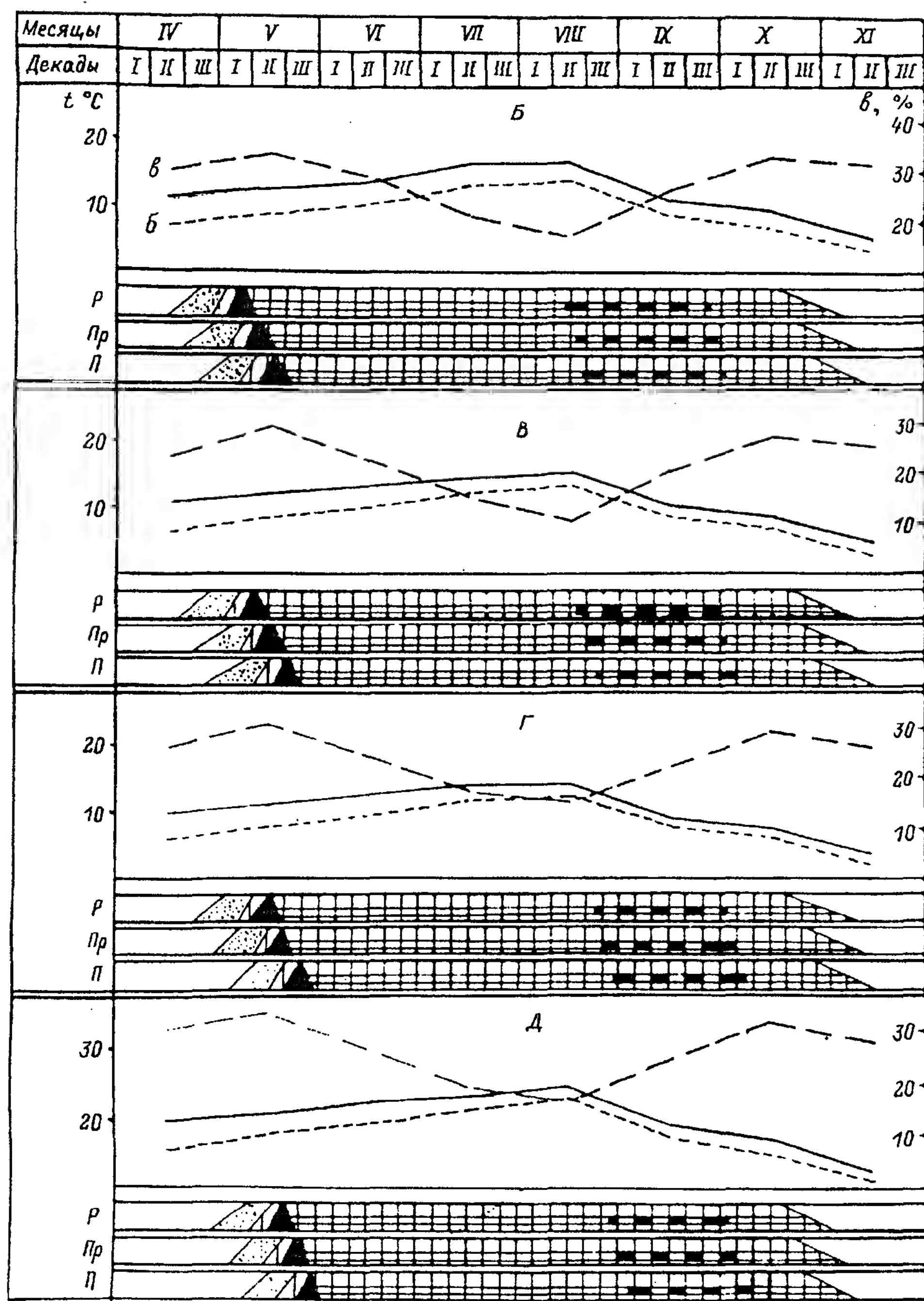


Рис. 3. Фенологические спектры феноформ *Fagus orientalis* на разных гипсометрических уровнях во влажных условиях произрастания.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

лесах фенологический цикл по сравнению с таковым в сухих лесах сдвигается на более поздние сроки.

3. Временная разница между ранней и поздней феноформами бука в начале вегетационного периода в отдельные годы достигает 12—15 сут (в среднем 9—10 сут), при этом почти не зависит от абсолютной высоты местопроизрастания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян Г. С. Повышение продуктивности низкопродуктивных лесов Дебедашенского леспромхоза Армянекой ССР и пути их реконструкции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1970. 21 с.

Думикян А. Д. Деревья и кустарники бассейна р. Агстев и особенности их роста в различных топографических условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1987. 21 с.

Мальцев М. П. Фенологические формы бука восточного на Северном Кавказе // Тр. Северо-Кавказской лесной опытной станции. 1966. Т. 7. С. 118—129.

Манджавидзе Д. В. Некоторые особенности роста и развития восточного бука в условиях приморской полосы Аджарии // Изв. Сухумского бот. сада. 1963. Т. 12. С. 21—32.

Молотков П. Н. Буковые леса и хозяйство в них. М., 1966. 244 с.

Оганян С. А. Втутривидовая изменчивость бука восточного в Северной Армении и ее лесокультурное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1982. 19 с.

Поплавская Г. Н. Материалы по изучению изменчивости крымского бука // Журн. Русск. бот. о-ва. 1927. Т. 12. С. 35—47.

Тышкевич Г. Л. Условия произрастания, рост и возобновление бука в Молдавии // Тр. Кишиневского с.-хоз. ин-та. 1970. Вып. 63. С. 17—39.

Шнелле Ф. Фенология растений. Л., 1961. 259 с.

Шульц Г. Э. Общая фенология. Л., 1981. 187 с.

Институт ботаники
Национальной академии наук
Республики Армения
Ереван

Получено 14 IX 1994

SUMMARY

Phenological observations were made in the beech (*Fagus orientalis*) forests of north-eastern Armenia (Noemberjan district). It was found that seasonal development of beech is determined by both the altitude and forest site. The dates and duration of different phenological phases differ considerably in dry and fresh and moist habitats. In the latter, phenological cycles of the beech shifted to later times.

УДК 581.55

Бот. журн., 1966 г., т. 81, № 1

© И. С. Ильина

РЕГИОНАЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПОЙМ РЕК ОБИ И ИРТЫША НА СТРУКТУРНО-ДИНАМИЧЕСКОЙ ОСНОВЕ

I. S. ILYINA. REGIONAL SUBDIVISION OF THE PLANT COVER OF THE OB AND IRTISH FLOOD-PLAINS BASED ON A STRUCTURE-DYNAMIC BASIS

При районировании растительного покрова обширных пойм рек Оби и Иртыша (Западная Сибирь) по структурно-динамическому принципу выделены единицы среднего таксономического ранга — геоботанические округа. В связи с этим проведен региональный анализ (Сочава, 1979) пространственной структуры и эколого-динамических связей всех подразделений растительности внутри округов. Результаты анализа отражены в структурных схемах-спектрах эколого-динамических рядов и динамических категорий растительности, построенных для каждого региона.

Предлагаемое направлеиие региональиого делеиия растительиого покрова перспективно для разработки прогнозов, связаииых с изменениями растительности пойм при осуществлеиии водохозяйствениых мероприятий.

Поймы крупнейших рек Западно-Сибирской равнины Оби и Иртыша — чрезвычайно сложный объект для региональных геоботанических исследований в силу крайней динамичности и большой пространственной неоднородности их растительности, а также из-за огромных размеров этих пойм. На региональном структурном уровне организации пойменного растительного покрова (Мазинг, 1984) наиболее резкие различия в его составе и свойствах определяются факторами поемности и аллювиальности, а также характером пойменного рельефа. Это выражается прежде всего в пространственной дифференциации растительности по высотно-экологическим уровням (Шенников, 1941), которые выделяются на различных участках пойм по длительности затопления водами половодий и по характеру отложения аллювиальных наносов. С точки зрения пространственной структуры растительный покров каждого пойменного массива представлен рядами и комплексами сообществ, последовательно сменяющими друг друга по направлению от низких прирусловых участков пойм или центров соровых низин до вершин грив и массивов высокой поймы (Ильина, 1985).

Для таежных пойм Оби и Иртыша экологические смены пойменных фитоценозов в зависимости от режима поемности впервые были описаны М. К. Барышниковым (1933, 1961) на большой территории Тобольского Севера и низовий Оби. Впоследствии они изучались Р. А. Дыдиной (1961), Э. Е. Роднянской (1963), А. А. Максимовым (1974), И. С. Ильиной (1976, 1985), Л. Ф. Шепелевой (1987) и др. В динамическом аспекте растительность этих обширных пойм исследована гораздо слабее. Б. Н. Городкову (1946) принадлежит основная заслуга в разработке динамической концепции, согласно которой сложный и разнообразный по составу и структуре растительный покров северных рек Западно-Сибирской равнины представлен в виде сукцессионных рядов и серий, отражающих все стадии развития пойменной растительности — от открытых группировок на первичных аллювиях до субклимаксов темнохвойных лесов зонального типа. Идеи Городкова получили дальнейшее развитие в трудах А. П. Тыртикова (1969, 1974), С. В. Васильева (1988), а также картографическое воплощение (Ильина, 1968, 1976, 1985; Ильина и др., 1976).

Разрабатывая на современном этапе вопросы региональной дифференциации пойменного растительного покрова, необходимо в равной мере основываться на его пространственно-экологических и структурно-динамических особенностях. Последнее наиболее сложно, так как требует особых подходов к изучению динамики растительности в площадном аспекте применительно к большим и сложным по структуре территориям пойм крупных равнинных рек. Конкретно речь идет о выделении в процессе районирования единиц среднего таксономического ранга, главным образом округов и подзон. Мы назвали их узловыми регионами, подчеркнув тем самым качественное своеобразие и структурную целостность этих территориальных единиц (Сочава, 1979; Ильина, 1987). Округ — основная единица многих видов природного районирования: ландшафтного (Исаченко, 1968), геоботанического (Сочава, 1979), почвенного (Фридланд, 1972). Геоботанический округ как узловой регион должен иметь устойчивую пространственно-временну́ю структуру растительного покрова, что находит выражение в единообразии связей растительности со средой, в однотипности проявления динамических процессов (сукцессионных и флуктуационных) и динамических тенденций, в единстве форм территориального сложения (Ильина, 1992).

Обычно в процессе районирования геоботанические округа выделяются по типологическим картам растительности как однородные пространственные сочетания закономерно чередующихся выделов растительного покрова на генетически однородных территориях (Карамышева, Рачковская, 1972). Границы округов оконтуриваются на картах визуально или с помощью формализованных методов анализа карт

(Кобелева, 1989). Чтобы осуществлять выделение округов и подзон растительности на структурно-динамической основе, необходимо иметь достаточно информативную геоботаническую карту, на которой должны получить отображение фитоценотические, экологические, зонально-географические, динамические и структурные свойства пойменной растительности. С помощью такой карты можно не только достаточно обоснованно проводить региональные границы, но и осуществлять геоботанический анализ внутреннего содержания выделенных регионов. Подобную процедуру В. Б. Сочава называл региональным анализом растительности и рассматривал его как важную составную часть самого процесса районирования (Сочава, 1979).

При районировании растительности пойм Оби и Иртыша региональный геоботанический анализ проводился нами в нескольких направлениях: 1) исследовались пространственно-временные эколого-динамические связи всех подразделений растительности внутри узловых регионов — округов (Ильина, 1987, 1989, 1992); 2) проводился количественный анализ территориальной структуры растительности округов и районов (Ильина, Кобелева, 1989); 3) определялись динамические категории устойчивости пойменного растительного покрова (Ильина, 1987, 1992). В настоящей статье мы остановимся в основном на первом, наиболее важном и определяющем направлении регионального анализа, имея в виду, что двум другим его направлениям уже были посвящены специальные публикации.

Пространственно-временной анализ пойменного растительного покрова

Общую направленность развития и основные динамические тенденции пойменного растительного покрова Западно-Сибирской равнины определяют сукцессии главного поймообразовательного процесса — «аллювиальной серии» (Городков, 1946): от открытых группировок и неустойчивых фитоценозов молодых участков пойм до формирования субклимаксовых сообществ зонального типа на высоких зрелых ее уровнях и надпойменных террасах. В современной растительности и ландшафтах долинных территорий эта генеральная линия аллювиальной серии имеет множество проявлений как в пространстве, так и во времени. Конкретное разнообразие рядов смен и сукцессионных стадий связано с характером подстилающей поверхности, ландшафтно-региональными особенностями режимов поемности и аллювиальности, возрастом и генезисом пойменного рельефа и другими особенностями.

Задачей геоботанического районирования является разделение территории по однотипности проявления динамических процессов и современной растительности. Эта однотипность должна выражаться в определенном наборе пространственно упорядоченных растительных выделов, экологические и динамические отношения которых отличаются единообразием в пределах региона. Чтобы выявить это, необходимо в процессе геоботанического анализа все типологические подразделения растительности, заключенные в сетке региональных границ, сгруппировать в ряды факторально-экологических и флуктуационно-сукцессионных смен, установить амплитуды этих смен, а также наборы тех сообществ, которые являются основными стадиями смен и характеризуются определенной степенью фитоценотической устойчивости, разной «сукцессионной продвинутостью» (Numata, 1979) по отношению к субклимаксам долинной растительности.

Методически эта задача решается путем построения для узловых регионов структурных схем-спектров эколого-динамических рядов и динамических категорий пойменной растительности (Ильина, 1987, 1992). На рис. 1 приводится пример полного спектра одного из округов поймы Оби. На рис. 2 представлена схема районирования большей части обь-иртышской поймы и даны обобщенные спектры нескольких узловых регионов. Как видно из приведенных примеров, в спектрах все подразделения растительности сгруппированы в ряды экологических и эколого-динамических смен, указывающие на связи-отношения разных подразделений растительного покрова с главными дифференцирующими факторами среды — поемностью и аллювиальностью, заболачиванием, засолением и др. Так, в спектрах большинства

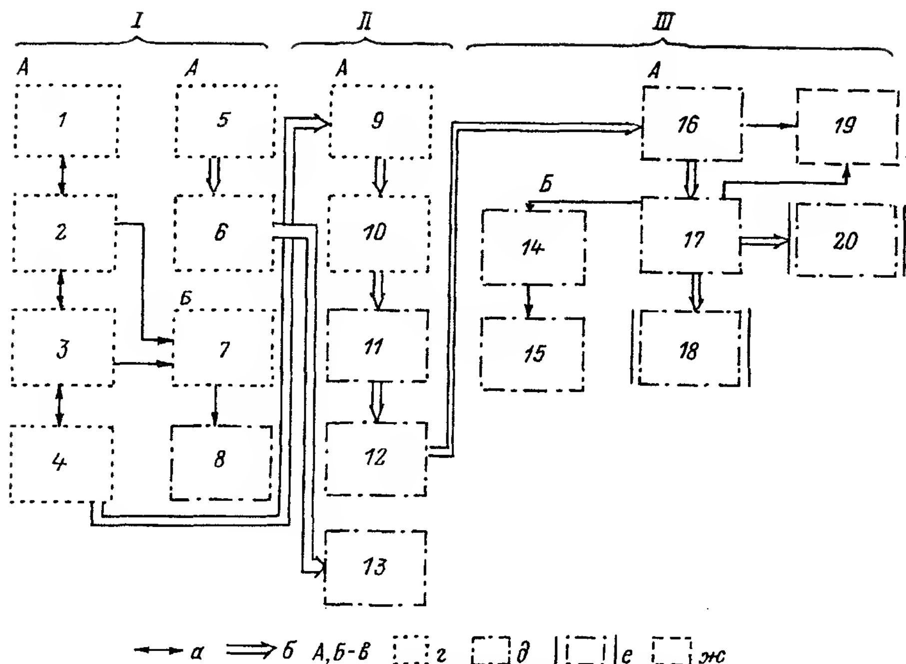


Рис. 1. Спектр эколого-динамических рядов и динамических категорий растительности IV округа поймы Средней Оби.

Экологические уровни: *I* — низкий, *II* — средний, *III* — высокий. Эколого-динамические ряды: *1* — соровые луга разнотравно-полевицево-осоковые (*Agrostis stolonifera, Carex acuta*); *2* — разнотравно-осоковые луга (*Carex acuta, Myosotis palustris*); *3* — осоково-канареечниковые (*Phalaroides arundinacea*) луга; *4* — разнотравно-вейниково-канареечниковые луга (*Calamagrostis langsdorfii, Lysimachia vulgaris*); *5* — разнотравно-злаковые группировки (*Calamagrostis epigeios, Equisetum arvense*) на первичном аллювии; *6* — ивняки порослевые и «бамбукового типа»; *7* — дернистоосоковые (*Carex cespitosa*) заболоченные луга; *8* — болота вейниково-осоковые (*Calamagrostis neglecta, Carex cespitosa*) кочкарные; *9* — ивняки кустарниковые разнотравно-злаковые (*Calamagrostis langsdorfii*); *10* — ивняки парковые злаково-разнотравные (*Vicia cracca, Filipendula ulmaria*); *11* — тополевые (*Populus nigra*), березовые (*Betula pendula*) ленточные леса; *12* — тополевые леса; *13* — ивовые леса (*Salix alba, S. viminalis*); *14* — березовые заболоченные вейниково-осоковые леса; *15* — березовые заболоченные осоково-сфагновые леса; *16* — ивовые, ивово-березовые злаково-разнотравные леса; *17* — березово-осиновые злаково-разнотравные леса; *18* — березово-еловые травяно-зеленомошные леса; *19* — разнотравно-мелкозлаковые вторичные луга; *20* — березово-сосновые мелкотравно-зелёномошные леса. Эколого-динамические связи: *а* — флуктуационные, *б* — сукцессионные, *в* — факторально-экологические. Динамические категории: *г* — серийные, *д* — квазикоренные, *е* — субклимаксовые, *ж* — антропогенно-производные.

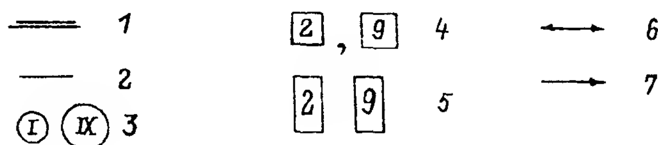
регионов таежных пойм Оби и Иртыша выявлены гидроморфные ряды сообществ на каждом экологическом уровне поймы (рис. 1). Расположение рядов растительности в спектре, а также соподчиненность компонентов в рядах указывают на последовательность и обратимость временных (флуктуационных и сукцессионных) смен пойменных сообществ.

Из анализа и сравнения обобщенных региональных спектров даже нескольких пойменных округов (рис. 2) становится очевидным, что многие сходные по фитоценотическому составу подразделения растительности (осоковые, канареечниковые,

---

Рис. 2. Геоботаническое районирование пойм Оби и Иртыша и обобщенные экологические спектры округов.

1 — границы подзон; *2* — границы округов; *3* — геоботанические округа (I—XV): I — дельтовый Обский лесотундровый, II — Нижнеобский Шурышкарский северотаежный (Салехард—Березово), III — Нижнеобский Октябрьский среднетаежный (Березово—Белогорье), IV — Среднеобский Сургутский южнотаежный (Белогорье—Сургут), V — Среднеобский Нижневартовский южнотаежный (Сургут—Нижневартовск), VI — Среднеобский Парабельский южнотаежный (Нижневартовск—Парабель), VII — Нижнеиртышский Цингалинский южнотаежный (Ханты-Мансийск—Цингалы), VIII — Нижнеиртышский Уватский подтаежный (Цингалы—Тобольск), IX — Среднеиртышский Тарский подтаежный (Тобольск—Большеречье), X — Верхнеобский Колпашевский подтаежный (Парабель—устье р. Чулым), XI — Верхнеобский Кожевниковский подтаежно-лесостепной (устье р. Чулым—Кожевниково—Новосибирск), XII — Среднеиртышский



Омский северолесостепной (Большеречье—Омск), XIII — Среднеиртышский Черлакский южнолесостепной (Омск—Черлак), XIV — Верхнеобский Барнаульский степной, XV — Верхнеиртышский Качирский степной (Черлак—Качиры); *4* — типы геоботанических выделов (1—12): **1** — открытые группировки (*Eleocharis acicularis*, *Alisma plantago-aquatica*) на сорах, **2** — арктофиловые (*Arctophila fulva*) и бекманневые (*Beckmannia eruciformis*) соровые луга, **3** — разнотравно-полевицевые (*Agrostis stolonifera*, *Sium latifolium*) соровые луга, **4** — водноосоковые (*Carex aquatilis*) луга (в том числе заболоченные), **5** — остроосоковые (*Carex acuta*) и вейниково (*Calamagrostis neglecta*)-остроосоковые луга, **6** — остроосоково-канареечниковые (*Phalaroides arundinacea*) луга, **7** — крупнозлаковые (*Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis langsdorffii*) луга, **8** — разнотравно-пырейные (*Elytrigia repens*, *Ranunculus repens*) луга, **9** — бобово-разнотравно-злаковые (*Poa pratense*, *Agrostis alba*, *Lathyrus pratense*, *Vicia cracca*) луга (**9а** — вторичные разнотравно-бобовые), **10** — ивняково (*Salix cinerea*, *S. pentandra*)-разнотравные сообщества, **11** — ивняки парковые (*Salix viminalis*) высокотравные (*Thalictrum simplex*), **12** — ивняковые (*Salix phylicifolia*) и ольховниковые (*Duschekia fruticosa*) мохово-травяные (*Achillea ptarmica*, *Hylocomium splendens* var. *alascanicum*) тундровые сообщества, **13** — ивняковые (*Salix lanata*) и ерниковые (*Betula nana*) травяно-моховые (*Hylocomium splendens* var. *alascanum*, *Polytrichum alpestre*) тундры, **14** — ивовые леса (*а* — ивняки «бамбукового типа» (*Salix viminalis*), *б* — ивовые и ивово-березовые леса (*Salix alba*)), **15** — мелколиственные леса (*а* — березовые (*Betula pendula*), *б* — березовые и березово-осиновые (*Populus tremula*)), **16** — сосновые и березово-сосновые леса (*Pinus sylvestris*), **17** — березово-кедровые леса (*Pinus sibirica*), **18** — березово-еловые (*Picea obovata*) и елово-пихтовые (*Abies sibirica*) с березой и осиной леса; *5* — преобладающие по площади типы; *6* — флуктуационные смены; *7* — сукцессионные смены. Номенклатура растений приведена в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1981).

вейниковые луга; ивняки кустарниковые и парковые; березово-осиновые леса) занимают неодинаковое положение в сукцессионных рядах каждого округа, экологически они связаны с разными уровнями поемности, имеют разную пространственную выраженность. В конечном итоге в процессе экзодинамических смен они приходят к разным эквифинальным состояниям — субклимаксам подзональных типов пойменных серий (Городков, 1946; Ильина, 1985). Например, в нижнеобских приустьевых округах (*I* и *II*) еще сильно влияние криогенных процессов, там осоковые и крупнозлаковые луга средних уровней через стадии ивняков разнотравных переходят на участках высоких слабозаливаемых пойм в сообщества мохово-кустарниковых тундр (Тыртиков, 1974). Южнее, в Октябрьском округе Нижней Оби (*III*), осоковые и канареечниковые луга получают оптимальное развитие на низком экологическом уровне, на среднем они сменяются разнотравно-злаковыми лугами, ивняками кустарниковыми и парковыми, а на высоком уровне — мелколиственными, смешанными и темнохвойными лесами среднетаежного типа. В округах Средней Оби (*IV*, *V*, *VI*) аналогичные луговые стадии приходят к субклимаксам южнотаежных еловых и пихтовых лесов. На Нижнем и Среднем Иртыше (*VIII*, *IX*) болотистые осоковые и канареечниковые луга на средних уровнях центральной поймы сменяются высокопродуктивными бобово-злаковыми лугами, а выше — темнохвойно-березовыми и осиновыми травяными лесами подтаежного типа (Ильина, 1985).

Даже из столь краткого сравнения особенностей сукцессионных смен, происходящих в разных геоботанических округах обь-иртышской поймы, нетрудно сделать некоторые выводы прогнозного характера в отношении изменений растительности округов при осуществлении водохозяйственных мероприятий, связанных с уменьшением речного стока. Например, в самых северных регионах поймы Нижней Оби, где в составе современной растительности на заключительных стадиях сукцессионных смен проявляются признаки отундровения, любое уменьшение обводненности поймы приведет к активизации криогенных процессов, и изменения в растительности пойдут не в направлении улучшения качественного состава крупнозлаковых лугов (как утверждали некоторые «прогнозисты»), а, наоборот, в сторону их деградации и отундровения. Точно так же в пойменных регионах Нижней и Средней Оби изменение фактора водообеспеченности ниже пределов, необходимых для оптимального развития осоковых и канареечниковых лугов (50—70-дневное заливание), может привести к уменьшению обилия, ухудшению жизненности и в целом к падению продуктивности доминирующих здесь видов осок, канареечника, вейников. Но оно отнюдь не приведет в этих северных пойменных регионах к формированию ценных в кормовом отношении бобово-разнотравно-злаковых лугов, подобных нижне- или среднеиртышским (Ильина, 1988). Наконец, ныне действующая «прогнозная модель» — омская пойма Иртыша. Более 30 лет назад, до строительства Бухтарминской ГЭС, когда пойма периодически заливалась водами половодий, на ее низких уровнях тоже росли сообщества из осок и канареечника, и главная пойменная сукцессия шла там по подтаежному и лесостепному типам. В результате прекращения паводков начались процессы засоления и ксерофитизации растительного покрова, и в настоящее время уже на средних уровнях поймы распространены полынно-типчаковые и галофитно-полынные группировки, которые на высоких частях поймы переходят в остепненные луга и степные сообщества (Скарлыгина-Уфимцева и др., 1991).

Все приведенные примеры говорят о том, что, несмотря на наличие сходных стадий и одинаковую направленность динамических процессов, конкретный ход сукцессионных смен растительных сообществ в разных ландшафтно-региональных условиях проявляет себя по-разному. В целом же каждый узловой геоботанический регион характеризуется единообразием факторально-экологических связей, однотипностью проявления сукцессионных, флуктуационных процессов, сходными динамическими тенденциями. В этом смысле можно утверждать, что округ с точки зрения пространственно-временно́й организации его растительности представляет собой определенную структурную целостность — «сукцессионную систему» (Разумовский,

1981). Сохранить эту структурную целостность — значит обеспечить устойчивость растительности каждого региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барышников М. К. Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М., 1993. 95 с.

Барышников М. К. Луга низовьев р. Оби, их характеристика и перспективы использования // Тр. НИИ сельского хоз-ва Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. 10. С. 115—158.

Васильев С. В. Лесообразование в пойме Средней Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1988. 17 с.

Городков Б. Н. Движение растительности на севере лесной зоны Западно-Сибирской низменности // Проблемы физической географии. М.—Л., 1946. Вып. 12. С. 81—106.

Дыдина Р. А. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа // Тр. НИИ сельского хоз-ва Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. 10. С. 159—250.

Ильина И. С. Картографирование растительности поймы р. Оби на отрезке Ханты-Мансийск—Нижневартовское // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР. 1968. № 17. С. 12—19.

Ильина И. С. Обзорное картографирование растительности поймы р. Оби // Сибирский географический сборник. 1976. Вып. 12. С. 161—182.

Ильина И. С. Растительность речных долин // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. С. 177—208.

Ильина И. С. К определению ресурсно-экологического потенциала растительности пойм крупных рек Срединного Региона // География и природные ресурсы. 1987. № 3. С. 79—80.

Ильина И. С. Теоретическая и методическая оценка определения ресурсно-экологического потенциала пойменных земель // Географические прогнозы при водохозяйственном строительстве в Обь-Иртышском бассейне. Новосибирск, 1988. С. 109—121.

Ильина И. С. Растительный покров Среднего Приобья в свете данных алгоритмического районирования // Количественный анализ карт природы с целью районирования. Л., 1989. С. 168—235.

Ильина И. С. Ресурсно-экологический потенциал растительного покрова пойм рек. Теоретические и методические аспекты. (На примере Оби и Иртыша): Дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. Новосибирск, 1992. 34 с.

Ильина И. С., Кобелева Н. В. Количественный анализ карт природы с целью районирования (на примере геоботанической карты Среднего Приобья). Л., 1989. 274 с.

Ильина И. С., Лапшина Е. И., Махно В. Д., Романова Е. А. Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта. М. 1 : 1 500 000 / И. С. Ильина. М., 1976. 4 л.

Исаченко А. Г. Основы ландшафтоведения. Л., 1968. 230 с.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., 1973. 278 с.

Кобелева Н. В. Метод количественного анализа типологических карт природы с целью районирования на примере геоботанической карты Среднего Приобья (метод алгоритмического районирования) // Количественный анализ карт природы с целью районирования. Л., 1989. С. 34—98.

Мазинг В. В. Структурные уровни изучения растительного покрова. Владивосток, 1984. 19 с.

Максимов А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск, 1974. 260 с.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 231 с.

Роднянская Э. Е. Типология пойменных ландшафтов на примере реки Оби в пределах таежной зоны: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л., 1963. 13 с.

Скарлыгина-Уфимцева М. Д., Кузьмин А. И., Русаков В. Н. Экологические проблемы степных пойм при зарегулированном стоке. Л., 1991. 228 с.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 189 с.

Тыртиков А. П. Влияние растительного покрова на промерзание и протаивание грунтов. М., 1969. 192 с.

Тыртиков А. П. Динамика растительного покрова и развитие вечной мерзлоты в Западной Сибири. М., 1974. 197 с.

Фридланд В. М. Структура почвенного покрова. М., 1972. 423 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 511 с.

Шепелева Л. Ф. Динамика луговых сообществ поймы средней Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1987. 17 с.

Numata M. Facts cousal analyses and theoretical consideration on plant succession // Vegetation and landschaft in Japan. Yokogama, 1979. P. 71—91.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 1 VI 1995

SUMMARY

When dividing into districts the plant cover of the vast flood-plains of the Ob and Irtish rivers (Western Siberia) based on structure-dynamic principle, thc units of the middle taxonomic the rank, geobotanical circuits were distinguished. In this connection the regional analysis (Сочава, 1979) of spatial structure and ccologo-dynamic connections of all the plant subdivisions within the circuits was made. The results of this analysis arc reflected in structural schemes-spectra of ecologo-dynamic scries dynamic categories of the vegetation constructed for each region. The proposed line of the plant regionalization is potential for working out the forecasts connected with thc changes of the flood-plain vegetation during thc realization of water-economic measures.

УДК 581.3 : 581.19

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 1

© В. А. Лях, А. И. Сорока

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ К ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛАМ

V. A. LYAKH, A. I. SOROKA. MALE GAMETOPHYTE SUSCEPTIBILITY TO HEAVY METALS OF SOME ORNAMENTAL WOODY PLANTS

Изучена реакция мужского гаметофита на действие солей тяжелых металлов (ТМ) у некоторых древесных растений, многие из которых являются декоративными. Выявлены существенные различия между видами по чувствительности микрогаметофита к ТМ как во время прорастания пыльцы, так и в период роста пыльцевой трубки. Наиболее четкая реакция микрогаметофитов изученных видов растений наблюдалась на средах с содержанием солей металлов 10 мг/л. При этом Cr и Cu по сравнению с Pb и Zn характеризовались значительно бо́льшим ингибирующим эффектом. Наличие в среде для проращивания пыльцы солей ТМ в концентрациях 0.1—1.0 мг/л стимулировало прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок древесных растений.

Техногенное развитие современного общества сопровождается интенсивным использованием широкого спектра разнообразных веществ, в том числе и тех, которые представляют опасность для окружающей среды. К числу таких веществ относятся и ионы тяжелых металлов (ТМ), составляющие существенную часть выбросов в промышленных районах и оказывающие негативное воздействие на биосферу. Для уменьшения негативного влияния подобных загрязнителей на окружающую среду имеет смысл рассмотреть и такой путь, как создание искусственных экосистем, способных эффективно противостоять промышленному загрязнению, частью которых являются и древесные виды растений, занимающие значительные площади в промышленно развитых центрах.

Древесные виды и роды растений весьма разнообразны по способности произрастать в условиях загрязнения. Однако определить пригодность того или иного вида для выращивания в промышленных районах с повышенным загрязнением среды часто невозможно из-за трудоемкости такого определения.

Возможность быстрого определения устойчивых к разным агентам среды видов появляется при использовании для оценки не всего растения, а его пыльцы, поскольку значительная часть генов спорофитного генома, как было обнаружено в последнее время, экспрессируется именно в ней (Ottaviano et al., 1990). К числу генов, уже обнаруживших свое проявление на уровне спорофита и пыльцы, относят гены,

детерминирующие устойчивость к высокой и пониженной температурам, засолению, гербицидам, различным болезням (Zamir et al., 1982; Sacher et al., 1983; Лях, 1985; Sari Gorla et al., 1989; Hodgkin, 1990; Лях, Сорока, 1993). Параллельная экспрессия генов в пыльце и спорофите обнаружена также и по признаку выносливости к ТМ, в частности к Cu и Zn (Searcy, Mulcahy, 1985).

Определение чувствительности мужского гаметофита к ТМ важно не только для характеристики реакции спорофита на действие агентов среды. Чувствительность микрогаметофита к загрязиеиию представляет и самостоятельный интерес, так как позволяет оценивать устойчивость репродуктивных процессов и структур.

Целью настоящей работы являлось изучение реакции мужского гаметофита в период прорастания пыльцы и роста пыльцевой трубки на действие солей ТМ у некоторых древесных растений.

Материал и методика исследования

Объектами исследования служили пыльцевые зерна видов многолетних древесных растений: акация белая *Robinia pseudoacacia* L., береза бородавчатая *Betula pendula* Poth., катальпа обыкновенная *Catalpa bignonioides* Walt., конский каштан обыкновенный *Aesculus hippocastanum* L., клен ясенелистный *Acer negundo* L., липа сердцевидная *Tilia cordata* Mill., лох узколистный *Elaeagnus angustifolia* L., чубушник венечный *Philadelphus coronarius* L. Эти виды обычно применяются для озеленения промышленных регионов. Использовали тяжелые металлы: медь (в виде соли $CuSO_4 \cdot 5H_2O$), цинк ($ZnSO_4 \cdot 7H_2O$), свинец ($Pb(CH_3COO)_2 \cdot 3H_2O$) и хром ($K_2Cr_2O_7$). В контроле пыльцу проращивали на жидких питательных средах, содержащих 20 % сахарозы и 0.001 % борной кислоты, поскольку после предварительно проведенных исследований было установлено, что именно данный вариант среды из многих испытанных обеспечивал достаточно хорошее прорастание пыльцы всех изучаемых видов растений. В опытных вариантах, кроме вышеперечисленных компонентов, в среду добавляли одну из солей ТМ в концентрациях 0.1, 1.0 и 10.0 мг/л. Проращивание пыльцы проводили при 26 °С в течение 2—3 ч, при этом учитывали относительное изменение длины пыльцевой трубки в опыте по сравнению с контролем. В каждом варианте подсчитывали число проросших пыльцевых зерен (в 15—20 полях зрения) и измеряли длину 50 случайно выбранных пыльцевых трубок. Пыльцевое зерно считали проросшим, если длина пыльцевой трубки равнялась половине диаметра пыльцевого зерна и более. О чувствительности мужского гаметофита к ТМ судили по способности пыльцы прорастать и расти на искусственной питательной среде в присутствии тяжелых металлов. Для этого определяли изменение процента проросших пыльцевых зерен и длины пыльцевых трубок в опытном варианте по сравнению с контролем по формуле

$$\Delta = \frac{K - O}{K} \cdot 100~\%,$$

где Δ — изменение процента проросших пыльцевых зерен или длины пыльцевых трубок; K — жизнеспособность либо длина пыльцевой трубки в контроле (среднее из 3 повторностей), O — то же в опытном варианте.

Эксперименты проведены в 3-кратной повторности.

Результаты и их обсуждение

Прорастание пыльцы

Реакция пыльцевых зерен на Cu *и* Zn. У 6 видов — *Robinia pseudoacacia, Betula pendula, Catalpa bignonioides, Aesculus hippocastanum, Acer negundo, Philadelphus coronarius* — исследовали способность пыльцы прорастать в присутствии солей меди и цинка. Как видно из табл. 1, введение в питательную среду Cu и

ТАБЛИЦА 1

Действие солей тяжелых металлов (ТМ) Cu и Zn на прорастание пыльцы разных видов растений

ТМ	Концентрация ТМ в среде, мг/л	Виды растений											
		Robinia pseudoacacia		*Betula pendula*		*Catalpa bignonioides*		*Aesculus hippocastanum*		*Acer negunda*		*Philadelphus coronarius*	
		$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ
—	0	65.2±1.33	—	32.3±1.23	—	32.2±1.94	—	58.1±1.32	—	44.5±1.28	—	61.4±1.47	—
Cu	0.1	66.9±1.29	−2.61	26.3±1.28***	18.58	18.7±1.49***	41.93	56.4±1.43	2.93	54.1±1.34***	−21.57	54.8±1.51**	10.75
	1.0	72.1±1.21***	−10.58	18.3±1.08***	43.34	23.4±1.62***	27.33	76.7±1.29***	−32.01	86.1±0.98***	−93.48	48.6±1.44***	20.85
	10.0	52.0±1.36***	20.25	12.9±0.98***	60.06	7.0±0.89***	78.26	61.1±1.42	−5.16	72.5±1.09***	−62.92	29.3±1.37***	52.28
Zn	0.1	57.4±1.32***	11.96	31.1±1.42	3.72	—	—	81.7±1.15***	−40.62	55.3±1.39***	−24.27	47.5±1.32***	22.64
	1.0	55.4±1.28***	15.03	27.2±1.12**	15.79	—	—	82.0±1.10***	−41.14	59.3±1.24***	−33.26	48.2±1.44***	21.50
	10.0	52.2±1.44***	32.51	21.8±1.30***	32.51	16.4±1.39***	49.07	76.4±1.22***	−31.50	63.9±1.20***	−43.60	25.9±1.33***	57.82

Примечание. **, *** Отличия от контроля значимы прн $P <$ 0.01 и 0.001 соответственно. $\bar{x}$ — процент прорастания пыльцы, среднее из 3 повторностей; Δ — изменение процента прорастания пыльцы по сравнению с контролем.

ТАБЛИЦА 2

Действие солей тяжелых металлов (ТМ) Pb и Cr на прорастание пыльцы разных видов растений

ТМ	Концентрация ТМ в среде, мг/л	Виды растений									
		Robinia pseudoacacia		*Catalpa bignonioides*		*Tilia cordata*		*Elaeagnus angustifolia*		*Philadelphus coronarius*	
		$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ	$\bar{x}$	Δ
—	0	65.9±2.05	—	65.0±2.08	—	55.2±2.18	—	61.8±2.12	—	74.2±1.94	—
Pb	0.1	70.8±1.92	−7.44	82.4±1.56***	−26.77	57.3±2.15	−3.80	62.9±2.07	−1.78	74.8±1.93	−0.81
	1.0	57.6±2.14**	12.59	73.3±1.93**	−12.77	66.02±2.08***	−19.57	60.9±2.07	1.46	69.7±2.03	6.06
	10.0	59.6±2.17*	9.56	62.5±2.09	3.85	51.7±2.30	6.34	57.8±2.19	6.47	56.1±2.16***	24.39
Cr	0.1	62.1±2.14	5.77	78.9±1.79***	−21.38	55.4±2.20	−0.36	62.4±2.12	−0.97	65.3±1.99**	11.99
	1.0	60.5±2.16	8.19	66.9±2.08	−2.92	54.1±2.11	1.99	54.5±2.22*	11.81	58.9±2.15***	20.62
	10.0	58.7±2.17*	10.93	39.6±2.18***	39.08	52.0±2.14	5.80	51.6±2.21***	16.50	40.1±2.19***	45.96

Примечание. *, **, *** Отличия от контроля значимы при $P <$ 0.05, 0.01 и 0.001 соответственно. $\bar{x}$ — процент прорастания пыльцы, среднее из 3 повторностей; Δ — изменение процента прорастания пыльцы по сравнению с контролем.

Zn даже в минимальной концентрации (0.1 мг/л) существенно влияло на прорастание пыльцы большей части анализируемых видов растений. Максимальный эффект достигался при большем содержании в среде ионов этих металлов. Вместе с тем реакция пыльцы различных видов на ТМ была неодинаковой. Так, на пыльцу березы, катальпы и чубушника ионы Cu во всех концентрациях оказывали значительное ингибирующее действие. В варианте с наибольшей концентрацией Cu число проросших пыльцевых зерен снижалось в 2.1 раза у чубушника и максимально в 4.6 раза у катальпы по сравнению с контролем. Для акации уменьшение процента проросшей пыльцы отмечалось лишь в варианте с максимальной концентрацией Cu, тогда как более низкое содержание Cu в среде стимулировало прорастание. При введении в среду ионов меди во всех используемых в эксперименте концентрациях существенно увеличивался процент прорастания пыльцы каштана, и особенно клена. При этом наибольшая стимуляция наблюдалась в среде с содержанием соли Cu, равным 1.0 мг/л.

Действие Zn на прорастание пыльцы было сходным с действием Cu, хотя ингибирующий эффект был несколько меньшим. Во всех концентрациях Zn ингибировал прорастание пыльцы у березы, катальпы и чубушника. Небольшое снижение числа проросших пыльцевых зерен в опытных вариантах отмечено у акации. На прорастание пыльцевых зерен каштана и клена Zn при исследуемых концентрациях оказывал стимулирующее действие.

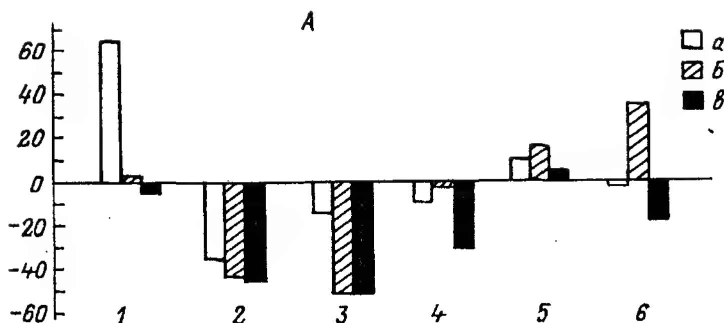
Реакция пыльцевых зерен на Pb *и* Cr. Реакцию мужского гаметофита на действие солей Pb и Cr оценивали у 5 видов — *Robinia pseudoacacia*, *Catalpa bigninioides*, *Tilia cordata*, *Elaeagnus angustifolia*, *Philadelphus coronarius* (табл. 2). Анализ данных, представленных в табл. 2, так же как и в случае с Cu и Zn, свидетельствует о неодинаковом реагировании пыльцы на действие ТМ Pb и Cr. При введении в питательную среду соли Pb ни в одном случае не наблюдали достоверного ингибирования прорастания пыльцевых зерен катальпы, липы и лоха, а у первых 2 видов в некоторых вариантах отмечено даже заметное стимулирующее действие. Для пыльцы акации в вариантах с максимальным содержанием Pb обнаружено некоторое снижение прорастания пыльцы, а наибольший ингибирующий эффект выявлен у чубушника.

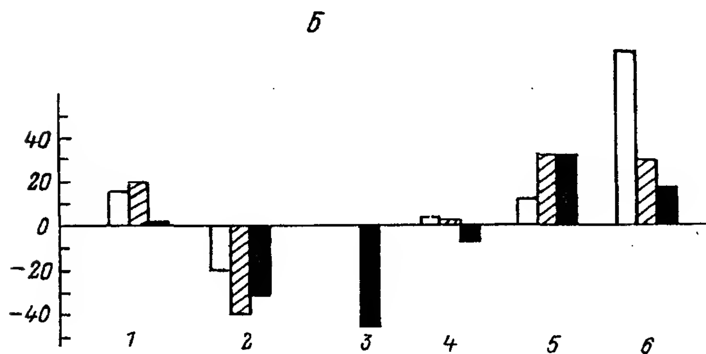
Действие Cr на прорастание пыльцы было более эффективным, чем действие Pb. Ингибирование прорастания пыльцевых зерен наблюдалось у акации, лоха и особенно сильное — у катальпы и чубушника: в варианте с наибольшей концентрацией солей процент их проросшей пыльцы уменьшился в 1.6 и 1.9 раза соответственно. Характерно, что для последнего вида все используемые в эксперименте концентрации Cr оказались ингибирующими.

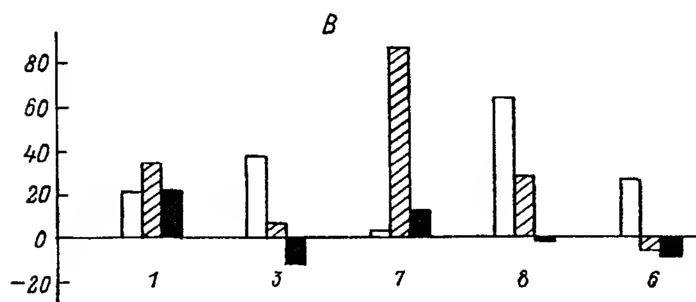
Длина пыльцевой трубки

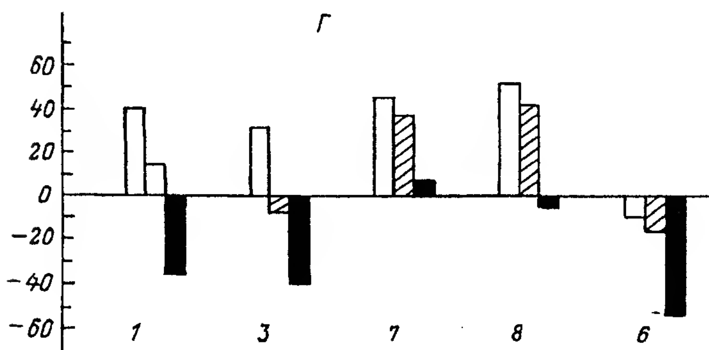
Реакция пыльцевых зерен на Cu *и* Zn. Действие Cu и Zn на длину пыльцевой трубки в большинстве случаев (за исключением чубушника) было сходным (см. рисунок, *А*, *Б*). С увеличением концентрации данных веществ в среде наблюдали последовательное уменьшение длины пыльцевых трубок у березы, катальпы и каштана. Это относится даже к минимальной концентрации — 0.1 мг/л. Однако у акации минимальное содержание в питательной среде солей Cu и Zn заметно стимулировало рост пыльцевых трубок, а максимальное — практически не оказывало какого-либо действия. Zn в большинстве случаев существенно влиял на рост пыльцевых трубок клена и чубушника. При этом отмечалось увеличение их длины по сравнению с контролем в 1.3 раза у клена и в 2 раза у чубушника. Что же касается соли Cu, то в среде, содержащей 10 мг/л $CuSO_4$, средняя длина пыльцевых трубок у чубушника была значительно меньше, чем в контрольном варианте (см. рисунок, *А*).

Реакция пыльцевых зерен на Pb *и* Cr. Наличие в среде Pb в исследуемых









Изменение длины пыльцевой трубки по отношению к контролю на средах с разным содержанием тяжелых металлов.

Варианты опыта: *А* — медь, *Б* — цинк, *В* — свинец, *Г* — хром. Концентрация тяжелых металлов в среде, мг/л: *а* — 0.1, *б* — 1.0, *в* — 10.0. Исследуемые виды: *1* — *Robinia pseudoacacia*, *2* — *Betula pendula*, *3* — *Catalpa bignonioides*, *4* — *Aesculus hippocastanum*, *5* — *Acer negundo*, *6* — *Philadelphus coronarius*, *7* — *Tilia cordata*, *8* — *Elaeagnus angustifolia*. По оси ординат — изменение длины пыльцевой трубки, %.

концентрациях вплоть до 10 мг/л достоверно не снижало длину пыльцевых трубок ни у одного из исследуемых видов (см. рисунок, *В*). Напротив, Pb, особенно в концентрациях 0.1 и 1.0 мг/л, значительно стимулировал рост пыльцевых трубок. Наибольшая стимуляция отмечалась у липы и лоха.

Cr во всех концентрациях хорошо стимулировал рост пыльцевых трубок у липы и лоха, а при минимальном содержании — у акации и катальпы. У чубушника, так же как у акации и катальпы, при наличии ионов этого ТМ в наибольшей концентрации существенно уменьшалась длина пыльцевой трубки. При этом максимальное ингибирование роста пыльцевых трубок наблюдалось у чубушника (см. рисунок, *Г*).

Следует отметить, что пыльца всех исследуемых видов хорошо прорастала и формировала достаточно длинные пыльцевые трубки на одной и той же контрольной среде. Это позволяет четко сравнивать виды по реакции микрогаметофита на присутствие в среде того или иного ТМ и его определенной концентрации.

Анализ полученных данных позволяет сделать вывод, что изученные виды древесных растений существенно различаются по реакции мужского гаметофита на действие ТМ как во время прорастания пыльцы, так и в период роста пыльцевых трубок. Эти различия уменьшаются при минимальных концентрациях солей ТМ (0.1 и 1.0 мг/л) в среде для проращивания. В этих случаях чаще всего наблюдается увеличение числа проросших пыльцевых зерен и длины пыльцевых трубок. Среды с таким содержанием солей ТМ могут быть рекомендованы для определенных селекционно-генетических исследований, в частности для обеспечения хорошего прорастания пыльцы многих древесных растений.

Лучше всего различия между видами выявляются в средах, содержащих ТМ в концентрации 10 мг/л. С учетом степени изменения числа проросших пыльцевых зерен и длины пыльцевых трубок в варианте с содержанием ТМ в среде 10 мг/л по сравнению с контролем исследуемые виды по толерантности мужского гаметофита в порядке убывания располагаются следующим образом.

При прорастании пыльцы:

Zn — клен, каштан, акация, береза, катальпа, чубушник;
Cu — клен, каштан, акация, чубушник, береза, катальпа;
Pb — катальпа, лох, липа, акация, чубушник;
Cr — липа, акация, лох, катальпа, чубушник.

В период роста пыльцевой трубки:

Zn — клен, чубушник, акация, каштан, береза, катальпа;
Cu — клен, акация, чубушник, каштан, береза, катальпа;
Pb — акация, липа, лох, чубушник, катальпа;
Cr — липа, лох, акация, катальпа, чубушник.

Согласно исследованиям, при всей специфичности действия солей ТМ на мужской гаметофит его реакция на присутствие в среде всех используемых в эксперименте ионов ТМ практически однотипна у представителей каждого отдельного вида. Так, пыльца катальпы и чубушника, например, по сравнению с пыльцой акации оказалась менее толерантной к ионам всех четырех химических элементов. Вполне очевидно, что в основе реагирования гаметофита на данные ТМ у каждого вида лежит свой механизм.

Известно, что каждая из двух фаз развития мужского гаметофита — прорастания пыльцы и роста пыльцевой трубки — может иметь свои особенности (McLeod, 1974). В связи с этим различия могут наблюдаться и в реакции микрогаметофита на ТМ в разные периоды его развития. Однако, по нашим данным, в большинстве случаев как в период прорастания пыльцы, так и во время роста пыльцевых трубок наблюдалось сходство в реагировании гаметофита каждого вида на ТМ. Так, у видов, у которых микрогаметофит устойчив к ТМ во время прорастания пыльцы, он устойчив к ТМ и во время роста пыльцевых трубок. Это позволяет говорить об общности генетических систем, детерминирующих чувствительность мужского гаметофита к металлам в период прорастания пыльцы и роста пыльцевой трубки.

В представленном исследовании существенные различия в толерантности к ТМ мужского гаметофита выявлены между видами, относящимися к различным родам и семействам. Однако не исключено, что неодинаковая реакция пыльцы на действие ТМ может быть обнаружена и между видами, принадлежащими к одному и тому же роду, равно как и между отдельными популяциями в пределах одного вида. В настоящее время в работах иа эту тему (Zamir et al., 1981; Frova et al., 1985; Кравченко и др., 1988) уже показаны различия мужского гаметофита на внутривидовом уровне по чувствительности к разнообразным факторам среды, таким как температура, засоление и др., главным образом это касается культурных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кравченко А. Н., Лях В. А., Тодераш Л. Г. и др. Методы гаметиой и зиготной селекции томатов. Кишинев, 1988. 148 с.

Лях В. А. Изменение состава и спектра расщепляющихся популяций при воздействии различными факторами на пыльцу межвидовых гибридов F_1 томатов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Миисk, 1985. 17 с.

Лях В. А., Сорока А. И. Эффективность микрогаметофитного отбора на устойчивость кукурузы к температурному фактору // С.-хоз. биология. 1993. № 3. С. 38—44.

Frova C., Binelli G., Ottaviano E. Male gametophyte response to high temperature in maize // Proc. Int. Conf. Biotechnology and Ecology of Pollen. USA, Amherst, 1985. P. 33—38.

Hodgkin T. In vitro pollen selection in *Brassica napus* L. for resistance to phytotoxic compounds from *Alternaria brassicicola* (Schw.) Wilts. // Sex. Plant Reprod. 1990. N 2. P. 116—120.

McLeod K. A. The control of growth of tomato pollen // Ann. Bot. 1974. Vol. 39. N 4. P. 591—596.

Ottaviano E., Sari Gorla M., Mulcahy D. L. Pollen selection: efficiency and monitoring // Isozymes: structure, function and use in biology and medicine. Wiley-Liss Inc. 1990. P. 575—588.

Sacher R., Mulcahy D. L., Staples R. Developmental selection during self pollination of *Lycopersicon* × *Solanum* F_1 for salt tolerance of F_2 // Proc. Symp. Pollen: Biol. Impl. Plant Breed. 1983. P. 329—334.

Sari Gorla M., Ottaviano E., Frascaroli E. et al. Herbicide tolerant corn by pollen selection // Sex. Plant Reprod. 1989. N 2. P. 65—69.

Searcy K. B., Mulcahy D. L. The parallel expression of metal tolerance in pollen and sporophytes of *Silene dioica* (L.) Clairv., *S. alba* (Mill.) Krause and *Mimulus guttatus* DC. // Theor. Appl. Genet. 1985. Vol. 69. N 5-6. P. 597—602.

Zamir D., Tanksley S. D., Jones R. A. Haploid selection for low temperature tolerance of tomato pollen // Theor. Appl. Genet. 1982. Vol. 101. P. 129—137.

Zamir D., Tanksley S. D., Jones R. A. Low temperature effect on selective fertilization by pollen mixtures of wild and cultivated tomato species // Theor. Appl. Genet. 1981. Vol. 59. P. 235—238.

Иститут масличных культур
Украинской академии аграриых наук
Запорожье

Получено 6 X 1994

SUMMARY

The effect of heavy metal salts on the male gametophyte was studied in some ornamental woody plants. Significant differences in susceptibility of pollen germination and pollen tube growth among species was found. 10 mg/l of heavy metal salts was found to be the best concentration to differentiate the species. Cr and Cu were considerably more toxic than Pb and Zn. Low concentrations of salts in the germination medium (0.1—1.0 mg/l) were found to stimulate pollen germination and pollen tube growth in many woody plants.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.275.24

© К. Л. Виноградова

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *NEODILSEA INTEGRA* (*DUMONTIACEAE, RHODOPHYTA*)

K. L. VINOGRADOVA. ON THE TAXONOMY OF *NEODILSEA INTEGRA* (*DUMONTIACEAE, RHODOPHYTA*)

Впервые указываются зрелые тетраспораигии и дается наиболее полное описание *Neodilsea integra*. На этой осиове вновь обсуждается родовая прннадлежность вида. Показаны его принципиальиое сходство с типом рода *Neodilsea* и отличие от *Dilsea*.

Родовая принадлежность арктического вида *Neodilsea integra* (Kjellm.) A. Zin. трактуется неоднозначно. Вид был описан на Шпицбергене как *Kallymenia* ? *integra* Kjellm. (Kjellman, 1875) по стерильным образцам. (Описание лектотипа дано S. Lindstrom, 1985). Позднее, изучив дополнительные материалы с Новой Земли и из других районов Арктики, F. Kjellman отнес этот вид к роду *Sarcophyllis* и дал ему название *S. arctica* Kjellm. (Kjellman, 1877, 1883). L. Rosenvinge (1898) на основе строения карпогонной и ауксиллярной нитей и зрелых цистокарпов перевел вид в род *Dilsea* как *D. integra* (Kjellm.) Rosenv.

J. Tokida (1943) выделил род *Neodilsea* с типом *N. yendoana* Tokida, рассматривая в качестве основного признака, отличающего новый род от *Dilsea*, особенности образования и местоположения тетраспорангиев. Кроме того, Tokida нашел различия между *Neodilsea yendoana* и *Dilsea edulis* (тип рода) в строении карпогонной и ауксиллярной нитей, цистокарпов и сперматангиев. Что касается вида *D. integra*, то по строению карпогонной ветви и цистокарпов Tokida считает его очень близким к *Neodilsea yendoana*. Только отсутствие данных о строении тетраспорангиев помешало ему сделать окончательное заключение о систематическом положении вида (Tokida, 1943).

Наличие в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) многочисленных образцов *Dilsea integra* из различных районов Арктики дало возможность А. Д. Зиновой (1961) детально изучить репродуктивные структуры вида, в частности не известный ранее способ развития тетраспораигиев. Подтвердив сходство с *Neodilsea yendoana* по строению репродуктивных нитей и цистокарпов, отмеченное Tokida, Зинова показала, что и тетраспорангии *Dilsea integra* развиваются таким же образом, как у *Neodilsea yendoana*. Они образуются как боковые ответвления базальной клетки наружных коровых нитей и располагаются в наружном коровом слое. На основании этих данных ею была сделана новая комбинация *Neodilsea integra* (Kjellm.) A. Zin., которая надолго вошла в альгологическую литературу. К сожалению, Зиновой не удалось наблюдать разделенных тетраспорангиев типичного строения, что оставляло характеристику вида неполной. Это дало повод Lindstrom (1985) подвергнуть сомнению трактовку Зиновой. Не приводя новых фактических данных о виде, Lindstrom посчитала более правильным относить его к роду *Dilsea* на том основании, что присутствие сплошного слоя инициальных клеток тетраспорангиев, их базальное или иногда суббазальное положение и размеры более напоминают *Dilsea*, чем *Neodilsea*. Несмотря на неопределенность заключения Lindstrom, оно

было принято, и в современной литературе вновь стала использоваться комбинация *Dilsea integra* (Kjellm.) Rosenv.

Противоречивое толкование систематического положения данного вида объясняется прежде всего недостаточной изученностью этого арктического эндемика. Имеющиеся описания вида далеко не полны, неизвестны зрелые типичные тетраспорангии, способ образования и местоположение которых являются основным признаком, разделяющим указанные роды.

В статье впервые описываются зрелые тетраспорангии *Neodilsea integra*, дается описание вегетативной и всех репродуктивных структур и на этой основе еще раз обсуждается таксономическое положение вида.

Материал

Для сравнительного изучения использованы многочисленные коллекции Гербария БИН РАН (LE): образцы *Neodilsea integra* — из различных районов Арктики, *Dilsea edulis* — с побережья Европы, *Neodilsea yendoana* — из дальневосточных морей. Строение слоевища и репродуктивных структур, в частности способ развития тетраспорангиев у *N. integra*, изучались на материале из Восточно-Сибирского (Чаунская губа) и Чукотского (Колючинская губа) морей, фиксированном в 4%-м растворе формалина в морской воде.

Описание

Слоевище пластинчатое, на дисковидной подошве. Короткий валковатый стволик постепенно переходит в пластину. Пластины кожистые, темно-красные, с каштановым оттенком, узкоклиновидные в основании, более или менее суживающиеся к верхушке. У молодых растений пластины линейно-ланцетовидной формы, цельные, разрастаясь становятся широколанцетовидными, овальными, асимметричными, иногда рассеченными на лопасти. Обычны растения до 20 см дл. и 6 см шир.; реже встречаются и более крупные, достигающие 40 см дл. и 20 см шир. Толщина пластины 130—250 мкм в верхней части и 200—280 мкм в нижней. При образовании тетраспорангиев пластина утолщается в верхней части до 280—380 мкм.

Кора образована антиклинальными дихотомически разветвленными клеточными нитями, состоящими из 4—7 клеток, размеры которых уменьшаются к поверхности (рис. 1). Клетки наружной коры на поперечном срезе округло-прямоугольные, почти изодиаметрические. Поверхностные коровые клетки 4–10 × 4–7 мкм. Клетки внутренней коры округлые, периклинально вытянутые, на границе с сердцевиной звездчатые с короткими и длинными отростками, постепенно погружающиеся в сердцевину.

Сердцевина многоосевая, более или менее рыхлая, образована переплетенными периклинальными клеточными нитями. Клетки нитей 70—130 мкм дл. и 7—14 мкм шир. Характерны вторичные антиклинальные медуллярные нити, которые развиваются от клеток внутренней коры и пронизывают сердцевину.

Светопреломляющие клетки немногочисленные, палочковидной формы; звездчатые светопреломляющие клетки встречаются как исключение.

Тетраспорангии крупные, 45–70 × 20–35 мкм, разделенные крестообразно, неправильно крестообразно и неправильно зонально (рис. 2), образуются в большом количестве по обеим поверхностям слоевища, в начале развития отдельными пятнами, впоследствии сливающимися в сплошной слой (рис. 3). Инициальные клетки тетраспорангиев возникают латерально как ответвление от нижних клеток наружной коры и развиваются между нитями наружного корового слоя (рис. 4). Коровые клетки при этом вытягиваются и общая толщина слоевища увеличивается. Апикальная часть зрелых тетраспорангиев находится на глубине 1—2 коровых клеток, нижняя часть вследствие крупных размеров тетраспорангиев частично погружена во внутренний коровый слой. Конечные клетки коровых нитей, окружающих спорангии, смыкаются

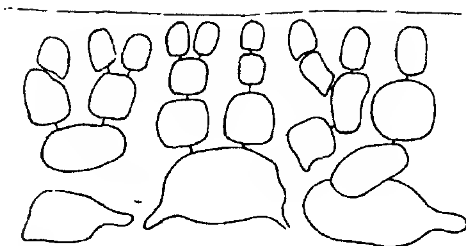
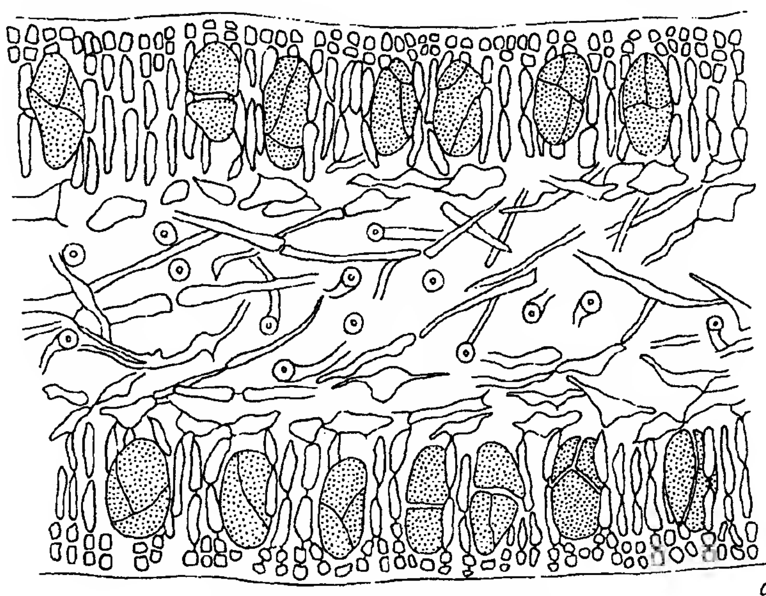


Рис. 1. Строение корового слоя молодого слоевища на поперечном срезе. × 500.



Рис. 2. Тетраспорангии различной формы. × 500.



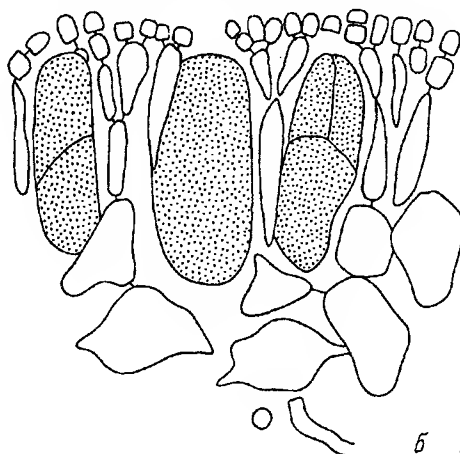


Рис. 3. Поперечный срез спорофита с тетраспорангиями.
а — × 225, *б* — × 500.

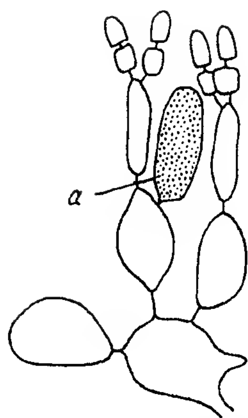


Рис. 4. Инициальиая клетка тетраспорангия (*а*) на поперечном срезе. × 500.

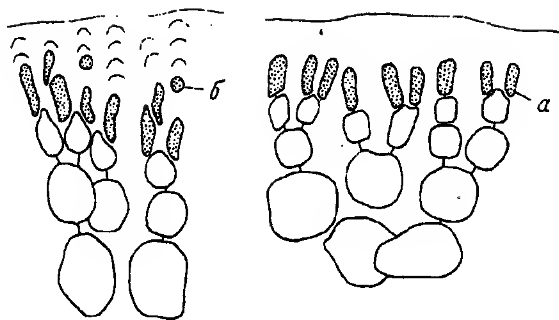


Рис. 5. Фрагменты поперечных срезов мужского гаметофита.

а — материнская клетка сперматангия, *б* — сперматаигий. × 500.

над ними, образуя коровое покрытие; иногда коровое покрытие отсутствует, что хорошо заметно с поверхности слоевища.

Сперматангии развиваются сплошным слоем по поверхности слоевища. Материнская клетка сперматангия 7–10 × 4–6 мкм, отчленяется от поверхностной клетки коры прямой или косой перегородкой и дает 1—2 сперматангия, которые не образуют антиклинальных рядов. При созревании сперматангии окружены толстой слизистой оболочкой (рис. 5).

Карпогонные и ауксиллярные ветви многочисленные, образуются от клеток внутренней коры и разрастаются в сердцевину. Карпогонные ветви из 8—13 клеток с редкими 1—2-клеточными ответвлениями, изогнутые, дистально сильно закрученные. Самая крупная клетка — четвертая от дистального конца, 15–19 × 12–15 мкм,

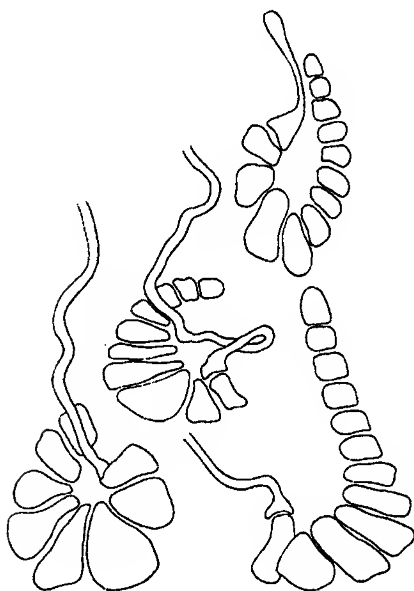


Рис. 6. Карпогоиные ветвн. × 500.

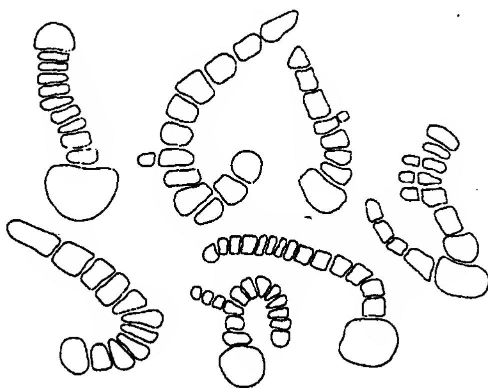


Рис. 7. Ауксиллярные ветви. × 500.

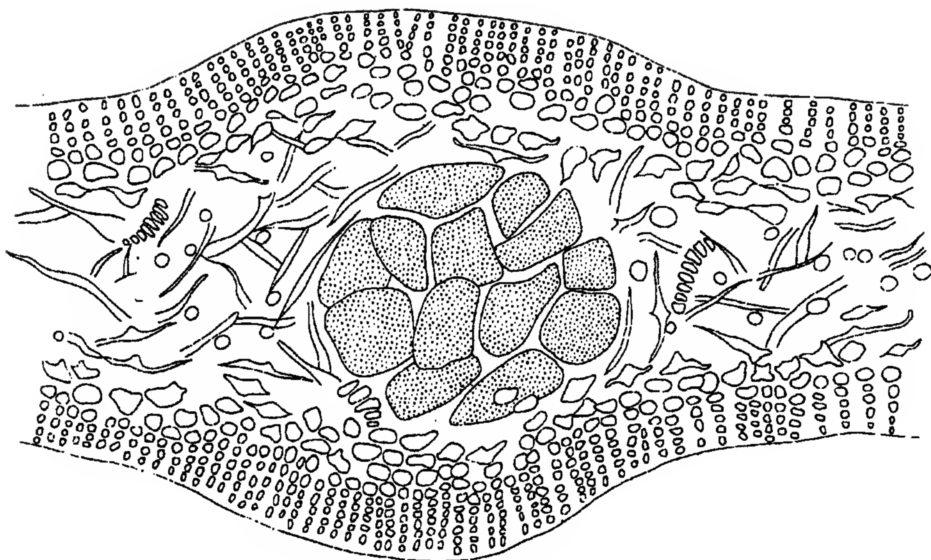


Рис. 8. Поперечный срез женского гаметофита с цистокарпом. × 150.

вторая по величине — пятая клетка. Трихогина длинная, изломанная и спирально закрученная (рис. 6). Ауксиллярные ветви из 7—15 клеток с 1—2(3)-клеточными ответвлениями, изогнутые, развиваются отдельно от карпогонных ветвей (рис. 7).

Зрелые цистокарпы 120—190 мкм в диам., без карпостома, расположены в сердцевине одиночно или сближенно по 2—3, слегка выступают над поверхностью слоевища, приурочены к нижней части пластины (рис. 8). Карпоспорангии крупные, 26–45 × 20–33 мкм, неправильной округло-угловатой формы.

Местообитание и фенология. Вид растет одиночными пластинами или пучками, помногу пластин от одной подошвы, иа камнях в сублиторали на глубинах от 1 до 40 м, тяготеет к открытым участкам побережья, характерен для мысов, но встречается и во внутренних частях бухт. Входит в состав различных ассоциаций, образуемых бурыми и красными водорослями, особенно характерен для ассоциации ламинариевых.

Зрелые тетраспорангии обнаружены в начале октября на растениях из Колючинской губы. В летние месяцы встречены незрелые тетраспорангии и их инициальные клетки. Вероятно, для вида характерны длительный процесс развития тетраспорангиев и созревание их в холодное время года. Карпогоны и сперматангии возникают и развиваются в июле—августе, зрелые цистокарпы встречены в сентябре—ноябре.

Распространение. Вид распространен в Северном Ледовитом океане циркумполярно. Отмечен в юго-восточной части Баренцева моря, на побережье Новой Земли, о-ва Вайгач, в морях Карском, Восточно-Сибирском, Чукотском, Бофорта, в Баффиновом заливе, на побережье Гренландии, Шпицбергена. Вне Арктики распространен на атлантическом побережье Канады и в Беринговом море (Зинова, 1961; Chihara, 1967; Виноградова, 1973, 1992; South, Tittley, 1986; Wynne, Heine, 1992; неопубликованные данные автора). Указания вида в Охотском море требуют уточнения.

Обсуждение

Для *Dilsea carnosa* (Schmidel) Kuntze (=*Dilsea edulis*), типа рода, характерны интеркалярные тетраспорангии, расположенные во внутренней коре, у *Neodilsea yendoana* Tokida тетраспораигии терминальные, располагаются во внешней коре

(Tokida, 1943; Kylin, 1956). Полученные новые данные о тетраспорангиях *N. integra* показывают, что они относятся к типу *Neodilsea* и обнаруживают явное сходство с тетраспорангиями *N. yendoana* (Tokida, 1943; fig. 7—9), *N. natashae* Lindstrom (1984, fig. 4, 19) и других видов рода. Возникая как боковая клетка от нижних клеток внешних коровых нитей, они занимают терминальное положение. При самом тщательном поиске цитоплазматических тяжей, связывающих тетраспорангии и их инициальные клетки с конечными коровыми клетками, что могло бы свидетельствовать об их интеркалярном положении, не обнаружено. Тем самым указание Зиновой (1961) на хотя и редкое наличие таких тяжей, которое Lindstrom (1985) использовала как аргумент при отнесении вида к роду *Dilsea*, не подтвердилось. У *Neodilsea integra*, как и у *N. yendoana*, тетраспорангии располагаются во внешнем коровом слое, почти достигая поверхности слоевища. Кроме того, они сходны по форме, размерам, способу деления. Различия заключаются в следующем. Тетраспорангии у *N. integra* располагаются сплошным слоем, у *N. yendoana* — более разреженно. Однако это различие не может служить основанием для сближения *N. integra* с родом *Dilsea* (Lindstrom, 1985), поскольку оно объясняется лишь более или менее обильным развитием тетраспорангиев при сохранении общего принципа их расположения (рис. 3). Следует отметить, что по этому признаку вид *Neodilsea integra* очень сходен с другим видом *Neodilsea* — *N. natashae* Lindstrom. У *N. yendoana*, а также у *N. crispata* Masuda тетраспорангии хорошо заметны по просветам в поверхностном клеточном слое, так как они достигают кутикулы и лишены корового покрытия. У *N. integra* такое явление наблюдается редко, обычным для вида является наличие корового покрытия, которое формируется в результате смыкания над спорангием поверхностных клеток соседних коровых нитей.

Принципиальное сходство с *N. yendoana* проявляется в строении сперматангиев (Tazawa, 1975 : 111), в строении карпогонной и ауксиллярной ветвей (Tokida, 1943; Mikami, 1957), в местоположении и строении зрелых цистокарпов.

Таким образом, результаты проведенного исследования согласуются с данными Зиновой (1961) и не подтверждают трактовку Lindstrom (1985). До тех пор, пока признается существование 2 самостоятельных родов — *Dilsea* и *Neodilsea*, обсуждаемый вид, несомненно, следует относить к роду *Neodilsea* как *N. integra* (Kjellm.) A. Zin. В литературе ставится вопрос о том, правомерно ли использовать в качестве родового критерия один признак, в данном случае — местоположение тетраспорангиев, и на этом основании разделять роды *Dilsea* и *Neodilsea* (Lindstrom, 1985). По современным данным, типовые виды этих родов различаются не только характером тетраспорангиев, но также строением репродуктивных нитей, сперматангиев и цистокарпов. Поэтому в настоящее время их разделение представляется закономерным.

На видовом уровне *N. integra* отличается от *N. yendoana* более тонким слоевищем, более узкой и рыхлой сердцевиной, образованной сравнительно толстыми нитями, более короткими антиклинальными коровыми нитями, состоящими из менее вытянутых клеток, наличием корового покрытия над спорангиями, более обильным их развитием с образованием сплошного слоя, географическим распространением.

А. Постельс и Ф. Рупрехт (1840) описали в Тихом океане («In mari septemtrionalis inter Asiam et American ross») по материалам экспедиции Ф. Литке вид *Iridaea socialis* P. et R. Л. П. Перестенко (1995) перевела его в род *Dilsea* и отнесла к нему указания *Neodilsea integra* в Тихом океане (в Беринговом и Охотском морях). Изучение типовых образцов *Iridaea socialis*, хранящихся в БИН, показало, что они относятся к роду *Neodilsea*, однако более сходны с *N. yendoana*. От *N. integra* они отличаются более развитой и плотной сердцевиной, формой коровых клеток, наличием светопреломляющих звездчатых клеток, более толстой пластиной. Для окончательного заключения о таксономии *Iridaea socialis* требуется более детальное изучение тихоокеанских представителей рода *Neodilsea*.

От того, каким образом трактуется систематическое положение *N. integra*, зависит интерпретация биогеографических связей этого арктического эндемика. Все остальные известные виды *Neodilsea* сосредоточены в бореальных водах Тихого

океана. Поэтому родство *N. integra* с тихоокеанскими видами можно рассматривать как свидетельство его тихоокеанского происхождения. Можно предположить, что в период, когда в Арктике существовали бореальные условия, какие-то формы *Neodilsea*, проникая в этот район, имели более широкий арктическо-тихоокеанский ареал. Позднее, с началом постплиоценового похолодания в Арктике, на их основе сформировался арктический вид *N. integra*, имеющий современное циркумполярное распространение в Северном Ледовитом океане и проникающий в прилежащие районы Тихого и Атлантического океанов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей на литорали и сублиторали северо-западной части Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 32—44.

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей Чаунской губы (Восточно-Сибирское море) // Нов. сист. низш. раст. 1992. Т. 28. С. 8—16.

Зинова А. Д. О красной водоросли *Dilsea integra* (Kjellm.) Rosenv. // Бот. матер. Отд. споровых растений. 1961. Т. 14. С. 82—86.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб, 1995. 330 с.

Постельс А., Рупрехт Ф. Изображения и описания морских растений, собранных в северном Тихом океане у берегов российских владений в Азии и Америке. СПб, 1840. 22 с.

Chihara M. Some marine algae collected at Cape Thompson of the Alaskan Arctic // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1967. Vol. 10. N 2. P. 183—204.

Kjellman F. R. Om Spetsbergens marina, klorofyllforande Thallophyter. 1 // Bih. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 1875. Bd 3. H. 7. S. 1—34.

Kjellman F. R. Ueber die Algenvegetation des Murmanischen Meeres an der Westkuste von Nowaja Semlja und Waigatsch. // Nova Acta reg. Soc. Sc. Upsal. Ser. III. 1877. S. 1—85.

Kjellman F. R. The algae of the Arctic sea. Stockholm, 1883. 350 p.

Kylin Y. Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund, 1956. 669 S.

Lindstrom S. C. Neodilsea natashae sp. nov. (*Dumontiaceae*, *Rhodophyta*) with comments on the family // Phycologia. 1984. Vol. 23. N 1. P. 29—37.

Lindstrom S. C. Nomenclatural and taxonomic notes on *Dilsea* and *Neodilsea* (*Dumontiaceae*, *Rhodophyta*) // Taxon. 1985. Vol. 34. N 2. P. 260—266.

Mikami H. On the development of the female organs of *Farlowia irregularis* Yamada and *Neodilsea yendoana* Tokida // Bull. Japan. Soc. Phycol. 1957. Vol. 5. N 1. P. 14—20.

Rosenvinge L. K. Deuxième mémoire sur les Algues marines du Groenland //Meddel. om Gronland. 1898. H. 20. S. 1—128.

South G. R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic ocean. St. Andrews—London, 1986. 76 p.

Tazawa N. A study of the male reproductive organ of the *Florideae* from Japan and its vicinity // Sci. Pap. Inst. Algolog. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1975. Vol. 6. N 2. P. 95—179.

Tokida J. On the so-called *Dilsea edulis* of Japan // Bot. Mag. Tokyo, 1943. Vol. 57. N 674. P. 93—97.

Wynne M. J., Heine J. N. Collections of marine red algae from St. Matthew and St. Lawrence, the Bering sea // Nova Hedwigia. 1992. Vol. 55. N 1-2. P. 55—97.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 VIII 1995

SUMMARY

Vegetative and all the reproductive structures of *Neodilsea integra* are studied. Mature tetrasporangia are recorded for the first time. They are found in specimens from the Chukchi Sea in late September. Affinities of this arctic endemic are discussed on this base. Tetrasporangia are similar in size, mode of division, location and mode of development to tetrasporangia of the *Neodilsea*

species — *N. yendoana*, *N. natashae* etc. They are cruciate, irregularly cruciate, irregularly zonate, 45–70 × 20–35 μm (fig. 2), abundant, located in a continuous layer in the outer cortex beneath 1—2 superficial cells and partially immersed in inner cortex owing to large sizes (fig. 3). Sporangial initials are formed as a lateral branch on the lower cells of the anticlinal cortical filaments (fig. 4). There are no cytoplasmatic strands at the upper ends of sporangia occasionaly observed by A. Зинова (1961). Thus tetrasporangia are terminal but not intercalary. Spermatangia are formed by oblique division of the mother cells at the frond surface and not arranged in anticlinal rows (fig. 5). The carpogonial branches are 8—13-celled with very rare 1—2-celled lateral branchlets, the fourth cell from the distal end is the largest, the fifth one is second in size (fig. 6). Auxiliary cell branches are 7—15-celled with 1—2(3)-celled branchlets (fig. 7). Mature cystocarps are 120—190 μm in diam. and are immersed in medulla solitarily or in irregular groups, pushing up the frond surface (fig. 8), maturing acropetally in the thallus. Carposporangia are 26–45 × 20–33 μm. In these respects the species in consideration should be placed in the genus *Neodilsea* (Зинова, 1961) rather than *Dilsea* (Lindstrom, 1985) as long as these genera are understood as the distinct ones.

N. integra differs from the *N. yendoana* on species level in having thinner cortex and medulla, looser medulla formed by comparatively thick filaments, in having extensive layer of tetrasporangia and in geographical distribution. It has circumpolar distribution in the Arctic Ocean and occurs also in the Bering Sea and in Canadian Atlantic. Species records from the Okhotsk Sea require more precise definition.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.43)

© В. Н. Головин, Л. В. Гусева, Т. И. Плаксина, И. М. Стрижова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

V. N. GOLOVIN, L. V. GUSYEVA, T. I. PLAKSINA, I. M. STRIZHOVA. FLORISTIC RECORDS IN SAMARA REGION

Приведены данные об 1 новом и 1 редком видах растений для Самарской обл.

В период экспедиций 1991—1992 гг. авторами были найдены новые и редкие для территории Самарской обл. виды растений.

Symphytum tanaicense Stev. — европейский неморальный луговой вид, очень редкий для Самарской обл. Собран 7 VI 1991 на заболоченном берегу одного из озер поймы р. Бол. Иргиза, в 1.5—2 км к юго-востоку от с. Августовка Большечерниговского р-на. Местонахождение относится к заказнику «Суворовские озера». Растения в среднем 32 см выс., были собраны в фазе цветения.

В Заволжье вид отмечен в немногих местах в прирусловых частях рек (пос. Нурлат, бассейн р. Бол. Иргиза; около г. Куйбышева (ныне г. Самара), р. Бол. Кинель; с. Михайловка, р. Бузулук; г. Пугачев, р. Бол. Иргиз (Доброчаева, 1981)).[1]

Diplotaxis cretacea Kotov — Волго-Донской эндемичный меловой вид (Котов, 1979; Плаксина, 1994). Впервые отмечен для Среднего Поволжья Т. И. Плаксиной в 1982 г. на мелах в окр. с. Сосновая Маза Саратовской обл. Для Самарской территории отмечается впервые. Собран 8 VII 1992 на меловых холмах левого коренного берега р. Мазы в 1 км к югу от с. Левашовка Шигонского р-на. Растения входили в состав разнотравно-типчаковой степи, где время от времени проводятся прогон и выпас скота.

Ближайшие местонахождения вида расположены в Хвалынском р-не Саратовской обл. (Плаксина и др., 1993) и в Ульяновском р-не Ульяновской обл. (Благовещенский, Раков, 1994).

Образцы найденных растений хранятся в гербарии Самарского историко-краеведческого музея им. П. В. Алабина под номерами КП-19974/27 и КП-19976/46; дубликаты в — LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский В. В., Раков Н. С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с.

Доброчаева Д. Н., Boraginaceae Juss. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 142—143.

Котов М. И. Brassicaceae Burnett // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 45—46.

Плаксина Т. И. Флора Волго-Уральского региона: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 36 с.

Плаксина Т. И., Матвеев В. И., Саксонов С. В. и др. Критические заметки к флоре

[1] В гербариях БИН, МГУ, ГБС РАН образцов вида мы не обнаружили.

сосудистых растений правобережья Средней Волги // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара, 1993. С. 79—119.

Самарский государственный университет
Самарский историко-краеведческий музей им. П. В. Алабина
Институт ВолгоНИИгипрозем
Самара

Получено 6 IV 1995

УДК 581.9(470.41)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 1

© А. П. Ситников

О НАХОДКАХ НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В РЕСПУБЛИКЕ ТАТАРСТАН

A. P. SITNIKOV. ON THE RECORDS OF THE NEW AND RARE SPECIES OF FLOWERING PLANTS IN TATARSTAN

Приведены данные о 2 новых видах и о новых местонахождениях 7 редких растений на территории Татарстана.

В ходе экспедиционных и учебных выездов на территории Республики Татарстан (РТ) в период с 1988 по 1994 г. были обнаружены новые виды и новые местонахождения редких видов растений. Все образцы собраны автором статьи или под его руководством студентами во время летней учебной практики; в последнем случае при цитировании этикетки указывается коллектор. Названия растений приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1981) и расположены согласно системе Энглера. Новые для республики виды отмечены звездочкой. Образцы хранятся в Гербарии Казанского государственного университета (KAZ), дубликаты переданы в LE.

Статья является продолжением серии публикаций о новинках флоры РТ (Марков и др., 1988; Марков и др., 1991; Папченков, Шпак, 1992; Папченков, 1993).

Elymus uralensis (Nevski) Tzvel. Бугульминский р-н, опушка лиственного леса близ с. Спасское, 25 VI 1991, Л. Линкина.

Для территории РТ указано только одно местонахождение: «степной луг на Макаровой горе близ г. Бугульмы» (Марков, 1961 : 63). В Гербарии KAZ такого листа нет, однако среди *E. caninus* (L.) L. обнаружен образец с этикеткой: «*Triticum caninum* L. var. *flexuosum* Haar. Prov. Kazan, distr. Bugulma, лесная поляна у с. Крым-Сараево, Благовещенский, 24 VI 1927», явно относящийся к *Elymus uralensis*. Настоящая находка является, следовательно, второй документированной точкой на территории РТ. Этот вид — эндемик Южного Урала (Цвелев, 1974), ближайшие местонахождения отмечены в Башкирии (Горчаковский, Шурова, 1982; Габбосов, 1988).

Elytrigia pruinifera Nevski. Бугульминский р-н, с. Спасское, склоны холмов над р. Шайтанкой, опушка широколиственного леса, 1 VIII 1994, № 175.

На территории РТ было известно только одно местонахождение (Папченков, 1993) в соседнем административном районе. Считается редким в Жигулях (Плаксина, 1992) и на Урале (Горчаковский, Шурова, 1982; Габбосов, 1988).

Rhynchospora alba (L.) Vahl. Зеленодольский р-н, с. Осиново, Краснооктябрьское лесничество, кв. 134, сфагновое болото, на сплавине, 15 VII 1994, № 102.

В «Определителе растений Татарской АССР» В. В. Туганаев (1979) только ссылается на указание Т. В. Егоровой (1964) во «Флоре» П. Ф. Маевского. В РТ в последние годы О. В. Бакин и Т. В. Рогова (устное сообщение) находили этот вид на территории Раифского участка Волжско-Камского государственного заповедника (ВКГЗ), однако образцы в Гербарии KAZ отсутствуют. По мнению И. И. Гараниной (устное сообщение), первым там его обнаружил В. С. Порфирьев. В литературе также есть еще одно указание на находку этого вида в окр. г. Зеленодольска (Баранов, Оспопрививателев, 1938). Для Казанской губ. указывали также J. E. A. Wirzen (1839) и S. Korshinsky (1898), последний со ссылкой на гербарный образец П. Я. Корнух-Троцкого. В соседних областях и республиках считается редким (Куданова, 1965; Розанова, 1975; Алексеев, 1988; Абрамов, 1989; Благовещенский, Раков, 1994).

Orchis ustulata L. Бугульминский р-н, пос. Карабаш, поляна в широколиственном лесу на вершине холма над водохранилищем, 23 VI 1991, Н. Тимофеева. Очень редко встречается в Предкамье (Волжско-Камский флористический район) и Предволжье (Волжско-Донской флористический район) Татарстана (Смирнов, 1979). Для Закамья РТ (Заволжский флористический район) указывается впервые. В Ульяновской обл., по-видимому, вид исчез (Благовещенский, Раков, 1994). Из других соседних областей и республик отмечен только в Башкирии (Гуфранова, Кучеров, 1988). На нахождение в Заволжье указывала Л. А. Смольянинова (1976).

**Spergularia marina* (L.) Griseb. Г. Альметьевск, пойма р. Степной Зай, 21 IX 1994, № 188.

Отмечен в Ульяновской обл. как вид с недостаточно выясненным распространением (Благовещенский, Раков, 1994), в Удмуртии — как заносный (Пузырев, 1986). А. Ф. Терехов (1969) указывает как редкий в Среднем Поволжье и Заволжье, отмечается также в Башкирии (Шурова, 1988). В РТ отмечен впервые.

**Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz. Г. Альметьевск, известковый склон южной экспозиции к р. Степной Зай, вдоль тропинки, 21 IX 1994, № 181.

Большое количество как цветущих и плодоносящих, так и вегетирующих растений. Западноевропейский вид, для Заволжья не был указан (Котов, 1979). Отмечается как заносный вид в Кировской обл. (Гусев, 1976) и Удмуртии (Гусев, 1977; Турганаев, Пузырев, 1988). В РТ отмечен впервые.

Trifolium campestre Schreb. Лаишевский р-н, Сараловский участок ВКГЗ, кв. 55, луг на берегу залива р. Камы рядом с опушкой лиственного леса, 14 VII 1993. Ранее как заносный указывался в окр. г. Казани (Ильминских, Шадрин, 1982) и в пойме р. Ик, притока Камы (Марков и др., 1988). В Ульяновской обл. — заносное на полях (Благовещенский, Раков, 1994), в Удмуртии — на сорных местах, у дорог, на пустырях и т. д. (Туганаев, Пузырев, 1988).

Tripolium vulgare Nees. Г. Альметьевск, пойма р. Степной Зай, 21 IX 1994, № 189.

До настоящего времени известна единственная находка этого вида В. Г. Папченковым в 1977 г. в г. Казани (Иванова, 1988). Вид указан для всех трех флористических районов, которые покрывают территорию РТ и сопредельных с ней областей и республик (Тамамшян, 1959), однако отмечен только в Башкирии (Шурова, 1989).

Erigeron annuus (L.) Pers. Верхнеуслонский р-н, пос. Пустые Моркваши, суходольный луг, 27 VI 1988, Л. Ганеева, Г. Ибрагимова, С. Рузанова.

В Предволжье РТ обнаружен впервые. Единственное ранее известное в Татарии местонахождение было отмечено В. Г. Папченковым (1993) в Предкамье. Североамериканский вид, ранее был найден в Чувашии (Куданова, 1965), Удмуртии (Пузырев, 1986) и в Марий Эл (Папченков, Шпак, 1992).

сосудистых растений правобережья Средней Волги // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара, 1993. С. 79—119.

Самарский государственный университет
Самарский историко-краеведческий музей им. П. В. Алабина
Институт ВолгоНИИгипрозем
Самара

Получено 6 IV 1995

УДК 581.9(470.41)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 1

© А. П. Ситников

О НАХОДКАХ НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В РЕСПУБЛИКЕ ТАТАРСТАН

A. P. SITNIKOV. ON THE RECORDS OF THE NEW AND RARE SPECIES OF FLOWERING PLANTS IN TATARSTAN

Приведены данные о 2 новых видах и о новых местонахождениях 7 редких растений на территории Татарстана.

В ходе экспедиционных и учебных выездов на территории Республики Татарстан (РТ) в период с 1988 по 1994 г. были обнаружены новые виды и новые местонахождения редких видов растений. Все образцы собраны автором статьи или под его руководством студентами во время летней учебной практики; в последнем случае при цитировании этикетки указывается коллектор. Названия растений приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1981) и расположены согласно системе Энглера. Новые для республики виды отмечены звездочкой. Образцы хранятся в Гербарии Казанского государственного университета (KAZ), дубликаты переданы в LE.

Статья является продолжением серии публикаций о новинках флоры РТ (Марков и др., 1988; Марков и др., 1991; Папченков, Шпак, 1992; Папченков, 1993).

Elymus uralensis (Nevski) Tzvel. Бугульминский р-н, опушка лиственного леса близ с. Спасское, 25 VI 1991, Л. Линкина.

Для территории РТ указано только одно местонахождение: «степной луг на Макаровой горе близ г. Бугульмы» (Марков, 1961 : 63). В Гербарии KAZ такого листа нет, однако среди *E. caninus* (L.) L. обнаружен образец с этикеткой: «*Triticum caninum* L. var. *flexuosum* Haar. Prov. Kazan, distr. Bugulma, лесная поляна у с. Крым-Сараево, Благовещенский, 24 VI 1927», явно относящийся к *Elymus uralensis*. Настоящая находка является, следовательно, второй документированной точкой на территории РТ. Этот вид — эндемик Южного Урала (Цвелев, 1974), ближайшие местонахождения отмечены в Башкирии (Горчаковский, Шурова, 1982; Габбосов, 1988).

Elytrigia pruinifera Nevski. Бугульминский р-н, с. Спасское, склоны холмов над р. Шайтанкой, опушка широколиственного леса, 1 VIII 1994, № 175.

На территории РТ было известно только одно местонахождение (Папченков, 1993) в соседнем административном районе. Считается редким в Жигулях (Плаксина, 1992) и на Урале (Горчаковский, Шурова, 1982; Габбосов, 1988).

Rhynchospora alba (L.) Vahl. Зеленодольский р-н, с. Осиново, Краснооктябрьское лесничество, кв. 134, сфагновое болото, на сплавине, 15 VII 1994, № 102.

В «Определителе растений Татарской АССР» В. В. Туганаев (1979) только ссылается на указание Т. В. Егоровой (1964) во «Флоре» П. Ф. Маевского. В РТ в последние годы О. В. Бакин и Т. В. Рогова (устное сообщение) находили этот вид на территории Раифского участка Волжско-Камского государственного заповедника (ВКГЗ), однако образцы в Гербарии KAZ отсутствуют. По мнению И. И. Гараниной (устное сообщение), первым там его обнаружил В. С. Порфирьев. В литературе также есть еще одно указание на находку этого вида в окр. г. Зеленодольска (Баранов, Оспопрививателев, 1938). Для Казанской губ. указывали также J. E. A. Wirzen (1839) и S. Korshinsky (1898), последний со ссылкой на гербарный образец П. Я. Корнух-Троцкого. В соседних областях и республиках считается редким (Куданова, 1965; Розанова, 1975; Алексеев, 1988; Абрамов, 1989; Благовещенский, Раков, 1994).

Orchis ustulata L. Бугульминский р-н, пос. Карабаш, поляна в широколиственном лесу на вершине холма над водохранилищем, 23 VI 1991, Н. Тимофеева. Очень редко встречается в Предкамье (Волжско-Камский флористический район) и Предволжье (Волжско-Донской флористический район) Татарстана (Смирнов, 1979). Для Закамья РТ (Заволжский флористический район) указывается впервые. В Ульяновской обл., по-видимому, вид исчез (Благовещенский, Раков, 1994). Из других соседних областей и республик отмечен только в Башкирии (Гуфранова, Кучеров, 1988). На нахождение в Заволжье указывала Л. А. Смольянинова (1976).

**Spergularia marina* (L.) Griseb. Г. Альметьевск, пойма р. Степной Зай, 21 IX 1994, № 188.

Отмечен в Ульяновской обл. как вид с недостаточно выясненным распространением (Благовещенский, Раков, 1994), в Удмуртии — как заносный (Пузырев, 1986). А. Ф. Терехов (1969) указывает как редкий в Среднем Повольжье и Заволжье, отмечается также в Башкирии (Шурова, 1988). В РТ отмечен впервые.

**Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz. Г. Альметьевск, известковый склон южной экспозиции к р. Степной Зай, вдоль тропинки, 21 IX 1994, № 181.

Большое количество как цветущих и плодоносящих, так и вегетирующих растений. Западноевропейский вид, для Заволжья не был указан (Котов, 1979). Отмечается как заносный вид в Кировской обл. (Гусев, 1976) и Удмуртии (Гусев, 1977; Турганаев, Пузырев, 1988). В РТ отмечен впервые.

Trifolium campestre Schreb. Лаишевский р-н, Сараловский участок ВКГЗ, кв. 55, луг на берегу залива р. Камы рядом с опушкой лиственного леса, 14 VII 1993. Ранее как заносный указывался в окр. г. Казани (Ильминских, Шадрин, 1982) и в пойме р. Ик, притока Камы (Марков и др., 1988). В Ульяновской обл. — заносное на полях (Благовещенский, Раков, 1994), в Удмуртии — на сорных местах, у дорог, на пустырях и т. д. (Туганаев, Пузырев, 1988).

Tripolium vulgare Nees. Г. Альметьевск, пойма р. Степной Зай, 21 IX 1994, № 189.

До настоящего времени известна единственная находка этого вида В. Г. Папченковым в 1977 г. в г. Казани (Иванова, 1988). Вид указан для всех трех флористических районов, которые покрывают территорию РТ и сопредельных с ней областей и республик (Тамамшян, 1959), однако отмечен только в Башкирии (Шурова, 1989).

Erigeron annuus (L.) Pers. Верхнеуслонский р-н, пос. Пустые Моркваши, суходольный луг, 27 VI 1988, Л. Ганеева, Г. Ибрагимова, С. Рузанова.

В Предволжье РТ обнаружен впервые. Единственное ранее известное в Татарии местонахождение было отмечено В. Г. Папченковым (1993) в Предкамье. Североамериканский вид, ранее был найден в Чувашии (Куданова, 1965), Удмуртии (Пузырев, 1986) и в Марий Эл (Папченков, Шпак, 1992).

В заключение выражаю искренною благодарность В. Г. Папченкову за полезные советы и М. Вит. Маркову за определение гербарных образцов *Erucastrum gallicum.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 147 с.

Алексеев Ю. Е. Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 132—168.

Баранов В. И., Оспопривателев Н. Я. Геоботанические исследования карстовых воронок и торфяников в районе Зеленодольска // Уч. зап. Казанского гос. зооветинститута. 1938. Т. 49. Вып. 1. С. 3—27.

Благовещенский В. В., Раков Н. С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск, 1994. 116 с.

Габбасов К. К. Сем. *Poaceae* Barnchart (*Gramineae* Juss.) // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 81—132.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Гусев Ю. Д. Проникновение новых адвентивных растений в Кировскую и Пермскую области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 4. С. 567—570.

Гусев Ю. Д. Материалы по адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 5. С. 691—694.

Гуфранова И. Б., Кучеров Е. В. Сем. *Orchidaceae* — Ятрышниковые, Орхидные // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 195—209.

Егорова Т. В. Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. С. 700—732.

Иванова Р. Г. Словарь-справочник по флоре Татарии. Казань, 1988. 304 с.

Ильминских Н. Г., Шадрин В. А. О некоторых редких и новых растениях во флоре Волжско-Камского края // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1426—1428.

Котов М. И. Сем. *Brassicaceae* Burnett (*Cruciferae* Juss. nom. altern.) — Крестоцветные // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Куданова З. М. Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары, 1965. 345 с.

Марков М. В. Злаки Татарской АССР. (Определитель). Казань, 1961. 72 с.

Марков М. В., Папченков В. Г., Ситников А. П. Новые и редкие виды флоры Татарии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 114—120.

Марков М. В., Ситников А. П., Манюкова И. Г., Прохоренко Н. Б. О находке *Schivereckía podolica* (*Brassicaceae*) в Татарии // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1776—1777.

Папченков В. Г. О новых и редких видах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 73—79.

Папченков В. Г., Шпак Т. Л. О флористических находках на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84—94.

Плаксина Т. И. Сосудистые растения Жигулевского заповедника. (Аннотированный список видов). М., 1992. 89 с.

Пузырев А. Н. Новые сведения по адвентивной флоре Удмуртии // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 255—261.

Розанова Н. Н. Сем. Осоковые — *Cyperaceae* // Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Ч. 1. С. 145—169.

Смирнов А. Г. Сем. *Orchidaceae* — Орхидные // Определитель растений Татарской АССР. Казань, 1979. С. 108—115.

Смольянинова Л. А. Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 10—59.

Тамамшян С. Г. Род Триполиум — *Tripolium* Nees // Флора СССР. М.—Л., 1959. Т. 25. С. 183—184.

Терехов А. Ф. Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. Куйбышев, 1969. 463 с.

Туганаев В. В. *Rhynchospora* Vahl — Очеретник // Определитель растений Татарской АССР. Казань, 1979. С. 83.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 128 с.

Цвелев Н. Н. Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Шурова Е. А. Сем. *Caryophyllaceae* Juss. — Гвоздичные // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 259—283.

Шурова Е. А. Сем. *Asteraceae* Dumort. (*Compositae* Giseke) — Сложноцветные // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 263—324.

Korshinsky S. Tentamen florae Rossiae orientalis // Mem. de l'Acad. Imper. sc. de St. Petersbourg. Cl. Phys.-Math. 1898. Vol. VII. N 1. P. 1—566.

Wirzen J. E. A. De geographica plantarum per partem provinciae Casanensis distriboutione. Helsingforsiae, 1839. 130 p.

Казанский
государственный университет

Получено 3 IV 1995

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

ПАМЯТИ ВАСИЛИЯ ИГОРЕВИЧА КОЖАНЧИКОВА (1942—1975)

S. S. IKONNIKOV, E. S. CHAVCHAVADZE. TO THE MEMORY OF VASILY IGOREVICH KOZHANCHIKOV (1942—1975)

В 1995 году исполнилось 20 лет со времени трагической гибели талантливого молодого ботаника, систематика и карполога Василия Игоревича Кожанчикова.

Василий Игоревич родился в блокадном Ленинграде 20 июля 1942 г. в семье потомственных ученых-энтомологов. Его дед Василий Дмитриевич Кожанчиков был крупным исследователем в этой области. Традицию продолжил и отец Василия Игоревича — Игорь Васильевич Кожанчиков, известный энтомолог-систематик, специалист по совкам (Agrotinae), волнянкам (Orgyidae) и мешечницам (Psychidae) (каждой группе был посвящен большой том «Фауны СССР»). Эту «систематическую» традицию замкнул их сын и внук Василий Игоревич Кожанчиков.



С ранних лет у В. И. проявился пытливый интерес к природе, к ее растительному и животному миру. После окончания в 1959 г. средней школы он поступает в Ленинградский государственный университет, который заканчивает в 1965 г. по кафедре высших растений, получив специальность ботаника. Еще в университете В. И. обнаруживает особую склонность к систематике и карпологии. Эта увлеченность позволяет ему на материале одной из курсовых работ написать и опубликовать свою первую научную статью «Водная флора р. Невы в пределах Ленинграда и его окрестностей» (1964). Дипломная работа В. И. тоже была узкоспециальной — «Морфологические признаки семян семейства *Caryophyllaceae* подсемейства *Alsinoidea* северной полосы европейской части СССР». Руководителями были известные ботаники проф. А. И. Толмачев и палеоботаник-карполог П. И. Дорофеев. Дипломная работа дала В. И. основу для его будущей кандидатской диссертации.

Творческая связь В. И. Кожанчикова с А. И. Толмачевым не прерывалась и позднее. В 1970 г. А. И. пригласил младшего коллегу в состав авторов фундаментального издания «Арктическая флора СССР» для совместной обработки сложного рода *Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb. и части рода *Silene* L.

В. И. обладал тонкой наблюдательностью: он смог, например, отличить по семенам два конвергентно похожих рода из гвоздичных — *Minuartia* L. и *Queria* L., которые некоторые монографы ошибочно объединяли.

В 1968 г. В. И. поступает в аспирантуру Ботанического института

им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) и начинает работать под руководством проф. Ф. Х. Бахтеева над темой «Морфолого-географическое исследование семян представителей *Caryophyllaceae* Juss. европейской части СССР». Диссертация была успешно защищена им в 1970 г., тогда же В. И. был зачислен в штат Ботанического музея БИН на должность младшего научного сотрудника. Начиная с 1971 г. В. И. Кожанчиков ведет исследования по теме «Пути и закономерности эволюции плодов и их классификация», в которой и проявляются черты уже зрелого ученого — эрудиция, целеустремленность, аналитический ум. Им проведен анализ обширнейшей литературы, относящейся к теме; выявлено 120 классификаций плодов, разработанных учеными мира за почти 300-летний период развития ботаники; составлен список карпологических терминов, употребляемых этими авторами в классификациях. Результатом этого огромного скрупулезного труда явилась написанная им работа «Основные направления эволюции и новая попытка генетической классификации плодов», которая, к сожалению, не была опубликована. В сокращенном виде она была представлена БИН на Выставку достижений народного хозяйства СССР (ВДНХ) в Москве (павильон «Биология») и удостоена диплома лауреата ВДНХ.

Наряду с научно-исследовательской деятельностью В. И. много времени отдает музейным делам — созданию новых экспозиций, проведению тематических лекций и экскурсий, работе с коллекционными фондами; оказывает помощь многим учреждениям страны консультациями и определением карпологического материала.

В. И. Кожанчиков был одним из активных пропагандистов научных знаний, им разработаны и прочитаны ряд лекций («Охрана природы», «Основы географии растений») и специальный курс «Основы карпологии» для студентов-ботаников ЛГУ. Он курирует юннатские кружки средних школ и Дворца пионеров Ленинграда.

Этот период жизни молодого ученого особенно плодотворен. В. И. продолжает исследования, касающиеся морфологии плодов покрытосеменных растений, выяснения общих закономерностей и тенденций эволюции плодов, интересуется особенностями морфогенеза плодов неясного происхождения; более подробно изучает параллелизм морфологической эволюции плодов и семян представителей порядков *Caryophyllales* и *Scrophulariales*. Обобщая все полученные материалы и литературные данные, В. И. делает попытку наметить пространственно-временные закономерности эволюционного процесса, найти взаимосвязь темпов эволюции и продолжительности индивидуальной жизни у разных групп организмов.

На XII Международном ботаническом конгрессе в Ленинграде (1975 г.) В. И. выступает с докладом «Макроморфологическая эволюция растений как отражение процессов Солнечной системы», тезисы которого опубликованы (1975 г.).

Интерес к фундаментальным проблемам биологии требует эрудиции во многих областях знаний. В. И. серьезно занимается философией, астрономией, геологией, историей, археологией и этнографией; владеет английским и немецким языками, бегло переводит с французского и испанского, а в последний год жизни изучает японский и китайский языки. Космогонические вопросы, связанные с ботаникой, сталкивают его с загадкой календарей древних народов. Им написана интересная статья «Календарные системы Майя», опубликованная уже после его смерти (1979 г.). В ней В. И. показал, как этот мудрый народ наблюдал цикличность временных процессов, ведя скрупулезный счет времени по оригинальной хронологической системе. Их понимание времени, по мнению В. И., можно сопоставить с бесконечной спиралью.

Увлеченность глобальными проблемами, далекими, казалось бы, от повседневной жизни, не мешала В. И. быть веселым, остроумным и добрым человеком, заботливым сыном, внимательным и хорошим товарищем.

В. И. Кожанчиков трагически погиб 21 октября 1975 г. и похоронен на Южном кладбище Санкт-Петербурга. Память о талантливом ботанике, систематике и карпологе живет в сердцах его друзей.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. И. КОЖАНЧИКОВА

1964. Водная флора р. Невы в пределах Ленинграда и его ближайших окрестностей // Вестник Ленингр. ун-та. № 15. Сер. биол. Вып. 3. С. 144—145.

1967. Морфологические признаки семян семейства *Caryophyllaceae* и возможные пути их эволюции // Бот. журн. Т. 52. № 9. С. 1277—1286.

1968. Методика изучения клинальной изменчивости (на примере морфологических признаков семян представителей семейства *Caryophyllaceae* // Бот. журн. Т. 53. № 7. С. 952—960.

1970. Морфолого-географическое исследование семян представителей семейства *Caryophyllaceae* Juss. европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 18 с.

1971. Род *Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb. // Арктическая флора СССР. Вып. 6. Л.: Наука. С. 108—116. (Совместно с А. И. Толмачевым).

Род *Silene* L. // Там же. С. 84—101. (Совместно с А. И. Толмачевым, Б. А. Юрцевым).

1975. Изменчивость морфологических признаков семян представителей семейства *Caryophyllaceae* Juss. // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л.: Наука. С. 108—128.

Macromorphological plant evolution as a reflection of the solar system processes // Тез. докл., представленных XII МБК 3—10 июля 1975. Т. I. Л.: Наука. С. 220. (Abstract... XII Inter. Botan. Congr. July 3—10, 1975).

1979. Календарные системы Майя // Проблемы исследования Вселенной. Т. 8. С. 41—43.

© *С. С. Иконников, Е. С. Чавчавадзе*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 XI 1995

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.553

Dierschke, Hartmut. Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden. Stuttgart: Ulmer, 1994. 683 S. (Х. Диршке. Фитосоциология: Основы и методы. Штутгарт, 1994)

E. Z. BAISHEVA, P. A. GOGOLEVA. *H. DIERSCHKE.* PHYTOSOCIOLOGY. 1994

Рецензируемая книга является наиболее крупной сводкой по науке о растительности, вышедшей за последние 20 лет, после публикации монографии D. Mueller-Dombois и H. Ellenberg (1974).[1] Этот грандиозный по объему труд прекрасно иллюстрирован: он включает в себя 343 иллюстрации и 55 таблиц. В книге 12 глав и 74 раздела.

В небольшой главе 1 «Предмет и разделы фитосоциологии», очерчивающей круг обсуждаемых автором понятий и предваряющей содержание книги, многократно подчеркивается, что основным объектом фитосоциологии является фитоценоз.

Глава 2 «История фитосоциологии» содержит 6 разделов: истоки фитосоциологии; развитие школы Цюрих—Монпелье; прогресс фитосоциологии первых десятилетий; развитие международного центра Штольценау—Ринтельн; развитие фитосоциологических исследований после Второй мировой войны; современное состояние и перспективы. Наиболее крупным событием автор считает формирование направления Браун-Бланке и развитие его идей в ФРГ R. Tüxen. Приводятся фотографии четверых классиков фитосоциологии (J. Braun-Blanquet, R. Tüxen, E. Oberdorfer, H. Ellenberg) и список симпозиумов, организованных IAVS от первого (в Штольценау, 1953) до последнего (в Тенериффе, 1993). К сожалению, в тексте не упоминаются американские (F. Clements, H. Gleason) и российские (Л. Г. Раменский, В. Н. Сукачев) классики. Таким образом, историческая глава посвящена развитию фитосоциологии только в Европе.

Глава 3 «Растительные сообщества как фундамент растительности» включает в себя достаточно полный обзор проблем сосуществования растений в сообществах (на этот раз с краткими оценками вклада Clements). Рассматриваются роль экзогенных факторов, конкуренции, аллелопатии, отношений с микоризообразующими грибами, комменсализма, паразитизма и полупаразитизма, экспериментальные подтверждения наличия у видов экологического и физиологического оптимумов, экологической ниши (фундаментальной, реализованной, но без регенерационной), принцип ненасыщенности сообществ, роль человека (гемерохория, гемеробия). При рассмотрении этого широкого круга проблем автор продолжает опираться преимущественно на немецкоязычных исследователей. При обсуждении проблемы конкуренции не использованы монографии D. Tilman (1982, 1988), который внес наибольший вклад в изучение этого важного типа взаимоотношений растений.

Глава 4 «Пространственная организация фитоценоза (синморфология)» достаточно традиционна по содержанию. Наряду со структурой рассматривается текстура (количественный и качественный состав, размеры и плотность листьев, классы высотности, формы роста и жизненные формы). Обсуждаются синузии и микроценозы, гомогенность и разнообразие, минимальный ареал, индексы разнообразия, принцип социологической прогрессии.

Глава 5 «Описание растительности» является методической. Автор рассматривает

[1] Цитированные автором монографии работы в библиографию к данной рецензии не включены.

основные этапы описания: рекогносцировку, планирование времени выполнения и количества описаний, правила выбора пробных площадей, сведения о среде и сообществе, которые должны входить в состав полного геоботанического описания (включая оценку социабилитета, виталитета, обилия, оценку встречаемости по Раункиеру), метод укосов. Приводятся примеры конкретных описаний, выполненных в соответствии с установками Браун-Бланке, даны офсетные воспроизведения описаний, сделанных непосредственно от руки. Рассмотрены также описания фитоценозов криптогамных растений (мхов, лишайников), микоценозов.

Глава 6 «Табличное представление фитосоциологических данных» содержит детальную характеристику метода фитосоциологических таблиц, который используется в направлении Браун-Бланке (вновь с офсетным воспроизведением таблиц, написанных от руки). Без рассмотрения сути кратко аннотированы компьютерные варианты обработки описаний.

В главе 7 «Разделение и организация растительности» рассматриваются соотношение роли и взаимодействие методов классификации и ординации со ссылкой на R. Whittaker (1970, 1972). Подходы рассмотрены как комплементарные. Далее кратко описаны прямой градиентный анализ (с упоминанием Л. Г. Раменского) и одномерная ординация, методы «совпадения» (Koinzidenz-Methoden) для параллельного изучения условий среды и растительности, применяемые для ограниченных территорий. Обширный раздел главы посвящен экологической индикации (в основном использованию шкал Элленберга) и возможностям использования шкал для многомерной (до трех факторов) ординации.

Главу завершают обзор принципов различных классификаций (выделение формаций, социаций и консоциаций, ассоциаций (на флористической основе), унионов (для классификации синузий), стадий развития сообществ) и примеры классификаций, построенных на физиономическом, физиономико-экологическом, экотопологическом, флористико-социологическом, флористико-сингенетическом, флористико-ареалогическом, флористико-территориальном принципах.

Эта широкая панорама возможных подходов к классификации растительности приводит автора к главе 8 «Система Браун-Бланке (синтаксономия)». Системе посвящено почти 100 страниц текста, причем последовательно рассмотрены как методология классификации и общие признаки сообществ, так и все синтаксономические ранги. В специальном разделе и достаточно подробно рассматриваются ассоциации без характерных видов. Глава завершается приведением продромуса сообществ Центральной Европы до ранга союза.

В главе 9 «Многовариантные методы в фитоценологии» содержится очень краткий обзор некоторых методов непрямой ординации и количественной классификации.

Глава 10 «Изменения фитоценозов (динамика растительности)» включает в себя характеристику как циклических изменений растительности (сезонных, флуктуаций), так и сукцессий и истории растительности (т. е. филогенеза в понимании отечественных фитоценологов). При этом вряд ли удачна последовательность рассмотрения этого обширного материала: между феноритмикой и флуктуациями сообществ рассмотрен широкий круг вопросов о сукцессиях растительности. Вопросы синфенологии при этом обсуждаются весьма детально с приведением нескольких вариантов построений феноспектров, выделения синфенологических групп видов и сообществ.

При рассмотрении сукцессий описаны прямые и непрямые методы их изучения, основные типы сукцессий. Специальные разделы посвящены первичным сукцессиям и «теории и моделям». Однако в число моделей сукцессий не попали популярные у современных фитоценологов модели J. Connell и R. O. Slatyer (1977), автор ограничился описанием системы стратегий R. MacArthur, E. Wilson (1967) и J. P. Grime (1979). Конечно, обе системы типов стратегий имеют некоторое отношение к сукцессиям, тем не менее полагаем, что было бы целесообразно рассмотреть их как типы экологического поведения растений в главе 11.

Весьма кратко коснувшись концепции климакса, автор больше внимания уделяет понятию «потенциальная растительность», которое было предложено Tüxen (1956).

После этого вновь возвращается к описанию сукцессий, на этот раз регрессивных и вторичных прогрессивных (на залежах, лесных вырубках и т. д.), циклических (восстановление лесов после вырубок, рассматривает методы изучения динамики растительности: мониторинг, прогноз, управление сукцессиями с целью сохранения, охраны и создания новых растительных сообществ. В разделе об истории растительности обсуждаются по преимуществу споропыльцевые диаграммы, а также возможности дендрохронологии, анализа растительных остатков и некоторые другие методы определения возраста остатков и субстратов (радиоуглеродный и пр.).

Глава 11 «Пространственные связи между растительными сообществами (комплексы растительности)» посвящена проблемам пространственной структуры растительности, порождаемой условиями среды и динамикой. В центре главы — принципы и методы построения сигма-синтаксономии. Обсуждаются установки геосинсоциологии, т. е. системы «комплексов—комплексов» и еще более крупных единиц (районы, округа (секторы), провинции (домены), регионы, царства растительности), отражающих горизонтальные закономерности структуры растительности и вертикальную поясность. В этой же главе рассматривается весь круг вопросов геоботанического картирования и картографирования.

Глава 12 «Ареалы сообществ (синхорология)» содержит полное изложение учения об ареалах видов и сообществ, описание методов построения спектров географических элементов, сетчатых карт, представления о сообществах-викариантах (географических расах ассоциаций).

Книга представляет несомненный интерес для фитосоциологов именно как центрально-европейский вариант науки о растительности. Англоязычное направление изучения растительности представлено в ней довольно слабо (из 1870 цитируемых работ англоязычных только 385, причем часть этих публикаций представлена авторами Польши, Чехии, Нидерландов и Скандинавии). Наиболее цитируемый автор — Tüxen (79 работ), далее следуют Dierschke (55), Ellenberg (38), Knapp (31), Braun-Blanquet (28). В списке 9 работ российских авторов, но все они опубликованы либо на английском, либо на немецком языке (работы В. Д. Александровой, Т. А. Работнова, Л. Г Раменского, А. А. Корчагина и В. Г. Карпова, К. О. Короткова и др., Б. М. Миркина и др., В. Б. Сочавы, А. П. Шенникова). Русскоязычный пласт научной литературы автором не использован. Эта «германо-центрированность» работы является ее недостатком и противоречит общим интеграционным процессам, которые сегодня протекают в науке о растительности (Миркин, Наумова, 1994).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние, тенденции развития науки о растительности и новое в понимании природы растительного сообщества // Усп. соврем. биологии. 1994. Т. 114. № 1. С. 5—21.

Connell J., Slatyer R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. N 982. P. 1119—1144.

Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton, New Jersey, 1982. 296 p.

Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton, New Jersey, 1988. 360 p.

Институт биологии УНЦ РАН
Уфа
Якутский государственный университет

Получено 20 VI 1995

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main tack is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Русского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.
Оригинальные статьи.
Сообщения.
Систематические обзоры и новые таксоны.
Флористические находки.
Охрана растительного мира.
Методика ботанических исследований.
Числа хромосом.
История науки.
Юбилеи и даты.
Потери науки.
Критика и библиография.
Ботанические путешествия.
Хроника.
В Русском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).
Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала на пишущей машинке с крупным (стандартным) шрифтом и черной лентой на одной стороне нескрепленных листов писчей бумаги формата А4. Оттиски шрифта на бумаге должны быть четкими. Поля сверху, снизу и слева — 3 см. Статья, отпечатанная на компьютере, должна отвечать тем же требованиям.

2. Объем статей не должен превышать (при условии длины строки — не более 65 печ. знаков и числа строк на листе — не более 30): для обзорных — 25 стр. машинописного текста; для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Русском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи с материалами о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) рассматриваются только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Примечание. Гербарные образцы следует высылать либо в редакцию Ботанического журнала, либо в Ботанический институт им. В. Л. Комарова на имя Ю. Л. Меницкого с пометкой «Для Ботанического журнала».

4. Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский (для палеоботанических работ диагноз может быть представлен либо на латинском, либо на английском языке) и русский тексты описаний новых таксонов.

Примечание. В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза для описания.

5. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. *Общий порядок расположения частей статьи*

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.).
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждеиие, Выводы].
7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится.
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. *Оформление текста*

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п. делаются от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить иа среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, О — прописная буква, о — строчная буква, 0 — нуль ие подчеркивать; 3 — цифра три, З — прописная буква).

---

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то п. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., п. 4, 11 — на русском.

Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать разметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначать как рисунки; помещаемые на вклейках — римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)», 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)», 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)»; для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы». Каждая литературная ссылка начинается с абзаца.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилий; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилии автора,

инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая—последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., *Lamond J. M.* Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год издания, общее число страниц.

Например:

Шеников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Cronquist A. The evolution and classification of floveriпg plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., *Тяк Г. В.*, *Шутов В. В.* Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка Campanulaneae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат иллюстраций не должен привышать 28×38 см. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания:

а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге; все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция высылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатание статьи. Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1996. VOL. 81. N 1) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1996. Т. 81. № 1) Стр.

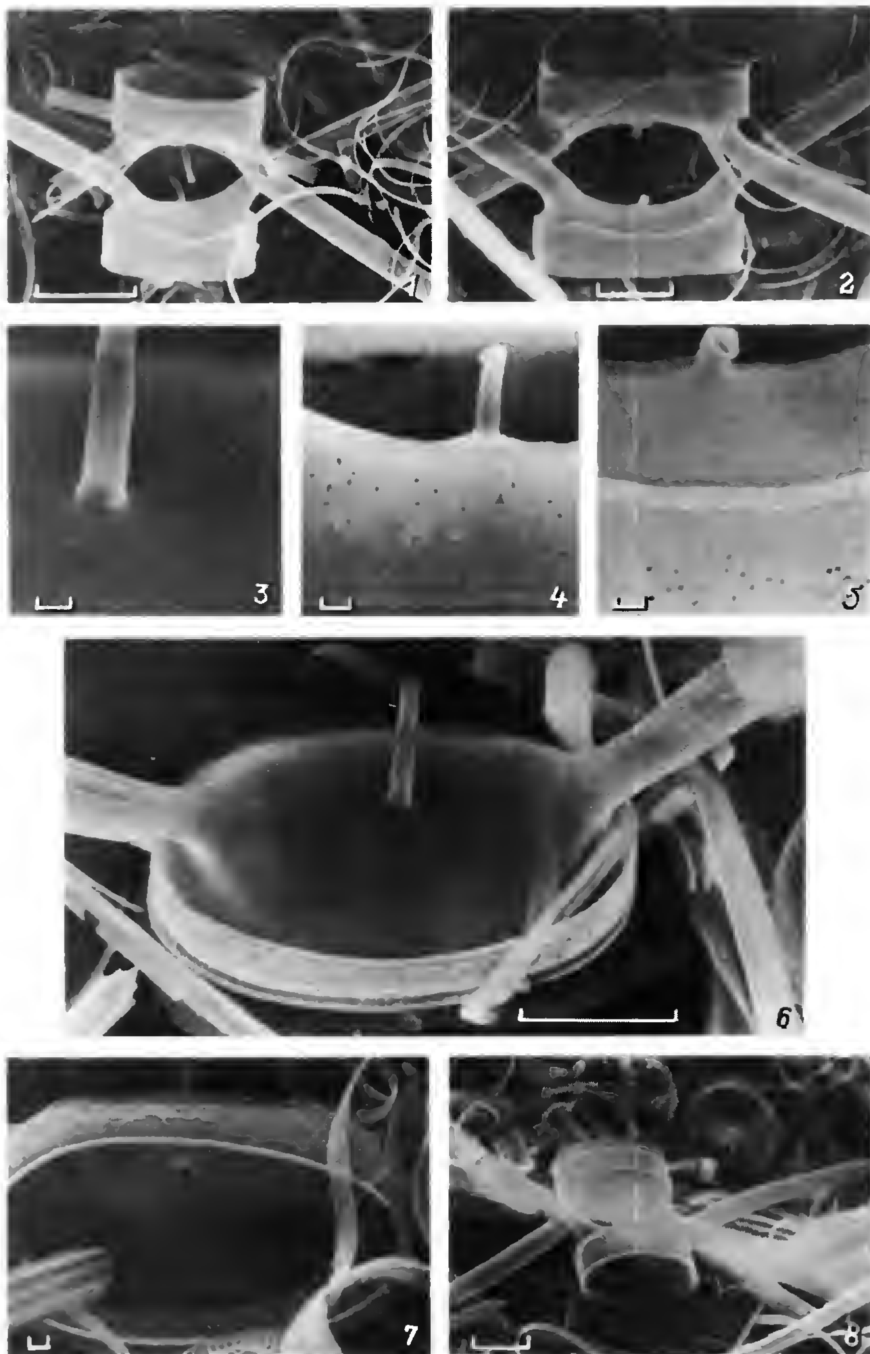
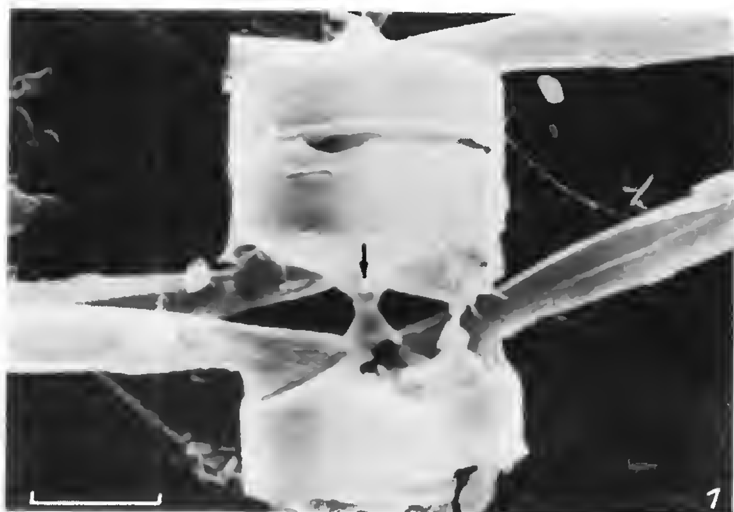


Plate I. *Chaetoceros atlanticus.*

1, 2 — two intercalary valves with central process; *3—5* — various shape of the central process and the arrangement of the simple pores on the valve face and mantle (*3* — straight; *4, 5* — curved); *6* — valve (outside view) with central process; *7* — valve (inside view) showing the round inner opening of the central process; *8* — two intercalary valves, inside and outside view. Bar: *1, 2, 6, 8* — 10; *3—5, 7* — 1 μm.







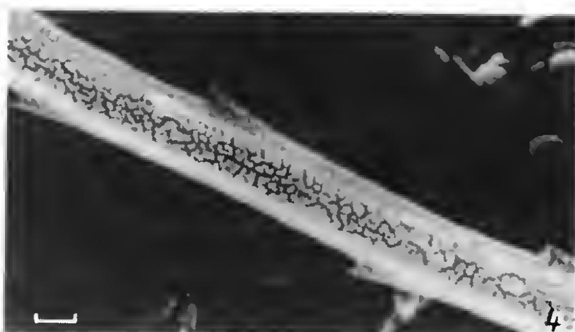


Plate III. *Chaetoceros lorenzianus*.

1 — two intercalary valves with setae; *2*, *3* — basal portion of setae showing elliptical perforations and spines on the longitudinal ridges; *4*, *5* — middle portion of the setae showing perforations and spinules; *6* — tip of a seta. Bar: *1* —10; *2*—*6* — 1 μm.

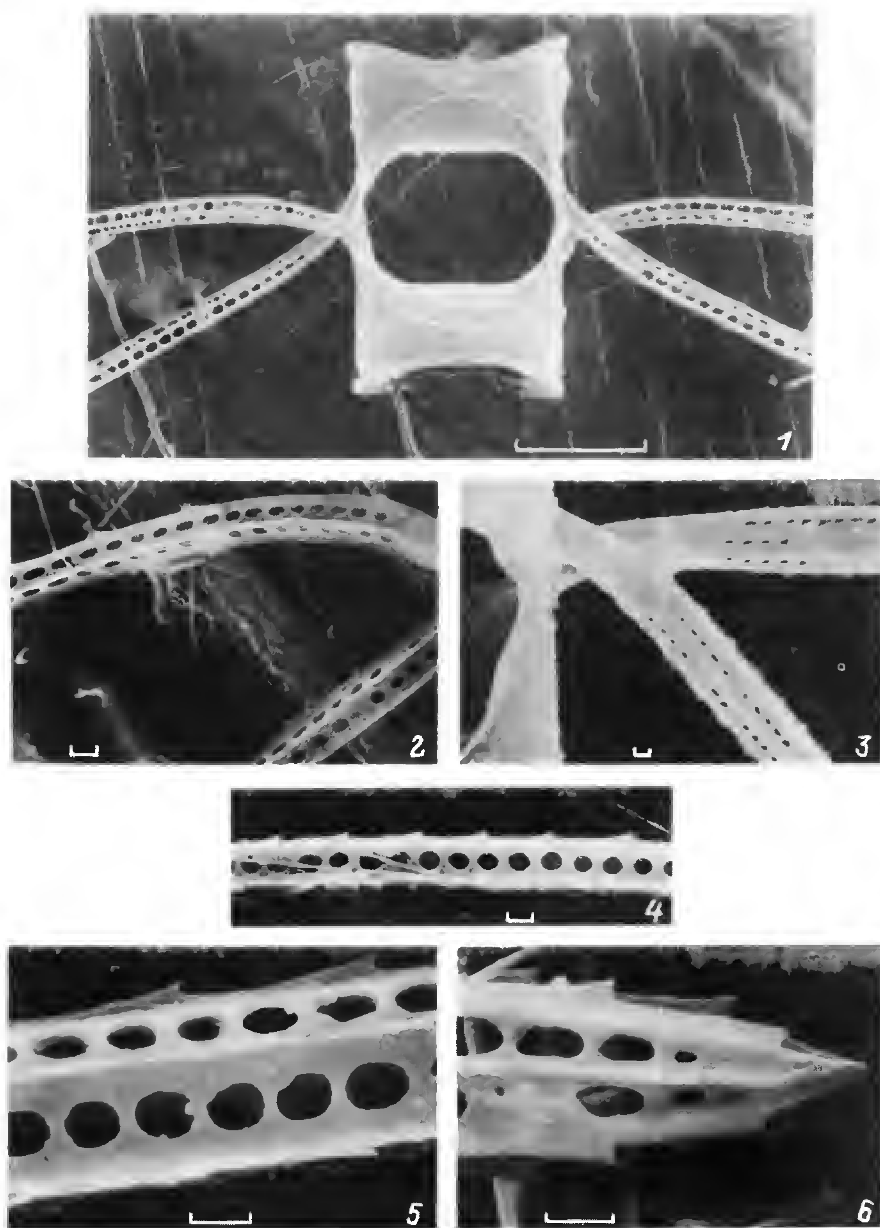


Plate II. *Chaetoceros rostratus.*

1 — part of a chain, showing frustules with central process and labiate process (arrow); *2* — valve outside view showing the round inner opening of the labiate process (arrow) and central process; *3* — part of a valve inside view; base of a seta and its structure; *4* — middle portion of a seta with spiral spines. Bar: *1, 2* — 10; *3, 4* — 1 μm.

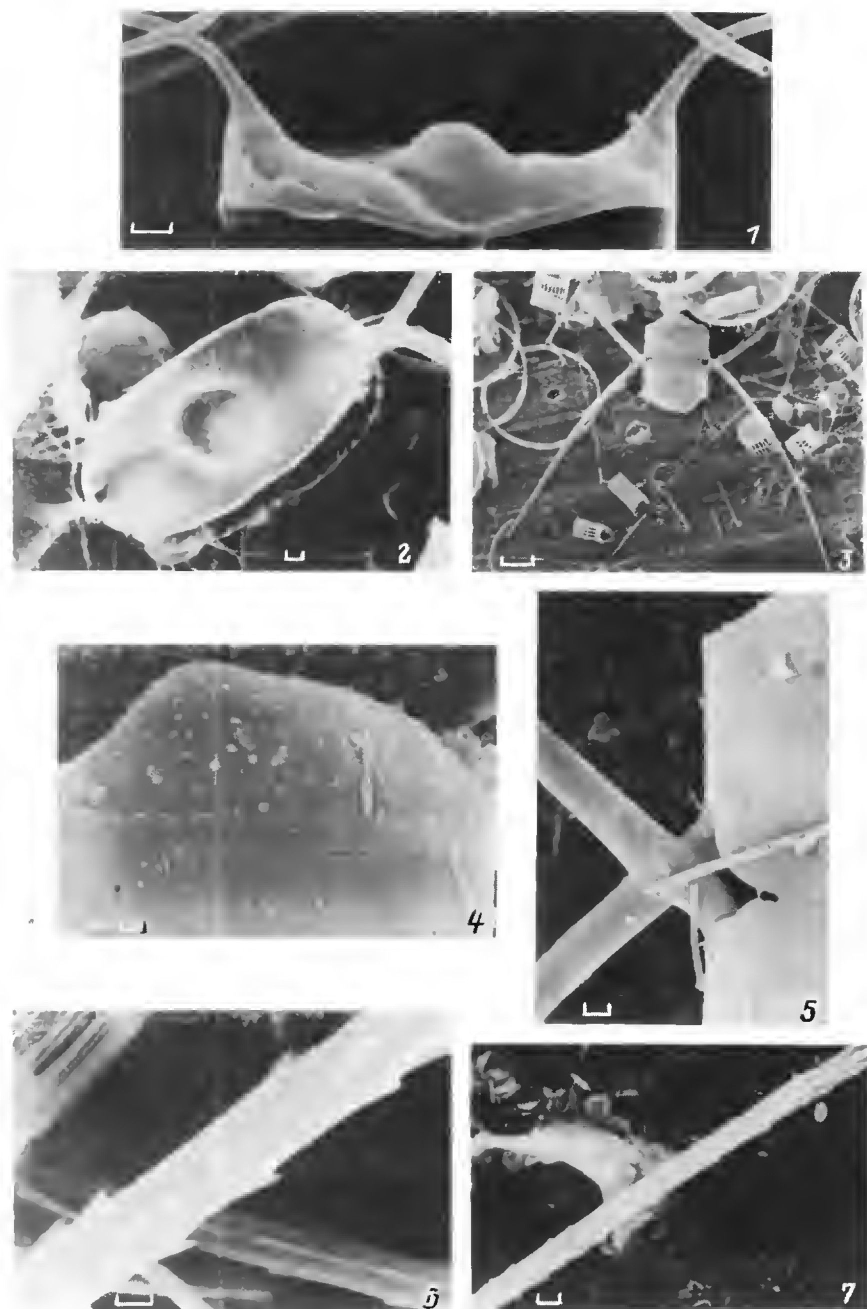


Plate IV. *Chaetoceros didymus*.

– valve outside view with rounded hemispherical protuberance; *2* — valve inside view; *3* — entire resting spore pair; *4* — ting spore epivalve with spinules, girdle view; *5* — portion of a resting spore with setae; *6*, *7* — portions of a seta near the tip. Bar: *1*, 2, *4*–*7* — 1; *3* — 10 μm.